VISIT

大卫·赖克

VISIT...

LANZAROTE Caliente.COM

CHEERS
湛庐

人类起源的故事

如果你想弄清过去10万年间的人类进化史，
这本书就是你的最佳选择！
《枪炮、病菌与钢铁》作者 贾雷德·戴蒙德

[美] 大卫·赖克 著
(David Reich)
叶凯雄 胡正飞 译

我们是谁，
我们从哪里来

Ancient DNA
and the New Science
of the Human Past

Who We Are and How We Got Here


浙江人民出版社
ZHEJIANG PEOPLE'S PUBLISHING HOUSE

版权信息

本书纸版由浙江人民出版社于2019年6月出版

作者授权湛庐文化（Cheers Publishing）作中国大陆（地区）电子版发行（限简体中文）

版权所有·侵权必究

书名：人类起源的故事

著者：大卫·赖克

电子书定价：89.99元

Who We Are and How We Got Here by David Reich

Copyright © 2018 by David Reich and Eugenie Reich.

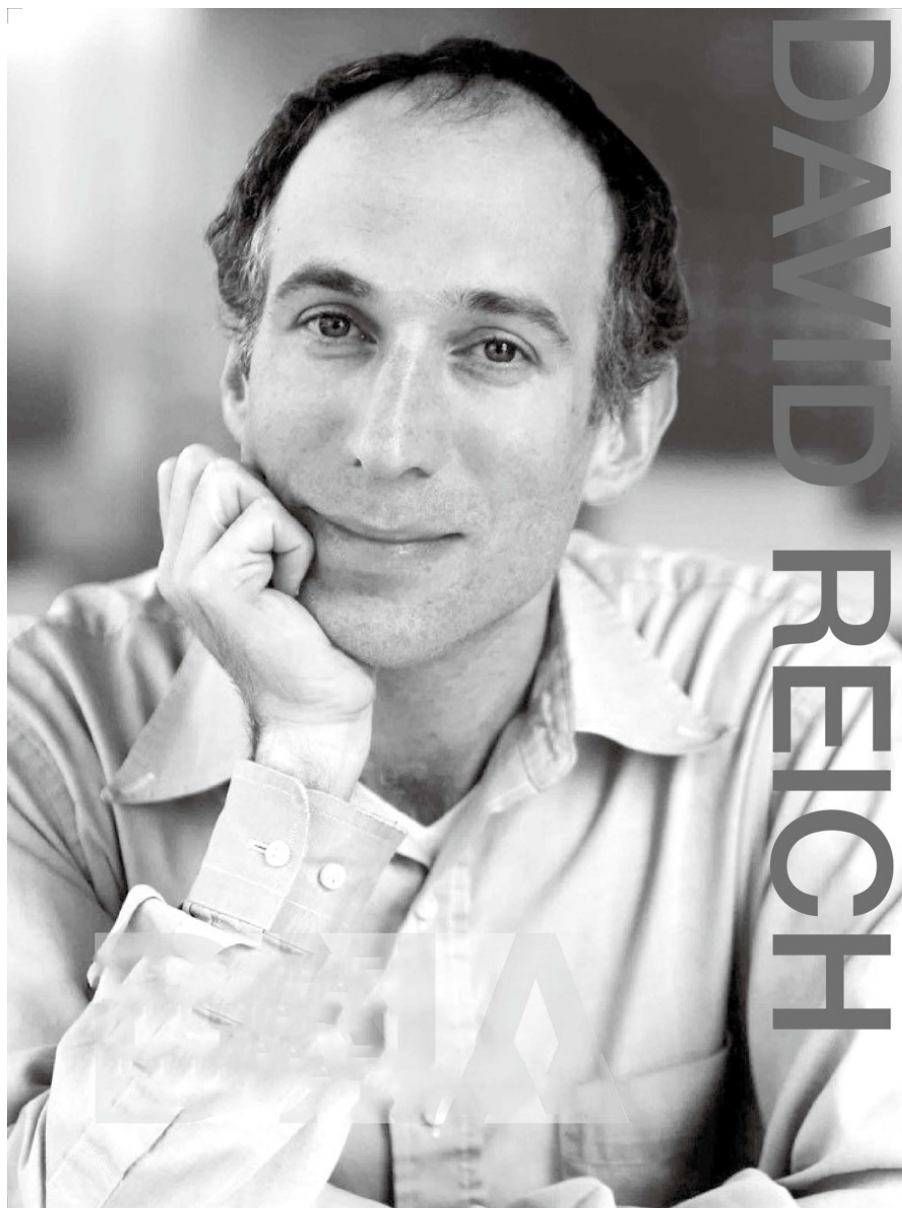
All rights reserved

献给Seth和Leah

大卫·赖克

哈佛医学院遗传学系教授

古人类**DNA**领域世界级领跑者



《自然》杂志“年度十大人物”



大卫·赖克现为哈佛医学院遗传学系教授，以古代人类的群体遗传学研究而闻名全球。2015年，赖克教授因其科学贡献被《自然》杂志评为“年度十大人物”之一。2017年，他荣获了奖金达百万美元的“丹·大卫奖”。

1974年，赖克出生在美国华盛顿特区的一个犹太家庭。他的母亲托娃·赖克（Tova Reich）是小说家，父亲沃尔特·赖克（Walter Reich）是美国犹太人大屠杀纪念馆的首任馆长。大卫·赖克顺利地进入了哈佛大学读本科，开始时主修社会学，但后来转向物理学，最后又转到医学。

本科毕业后，他去了牛津大学为申请医学院做准备。在那里，他遇到了大卫·戈尔茨坦（David Goldstein）博士。当时，戈尔茨坦正在比较当代人的DNA，寻找有关他们远祖的线索。赖克立即被这项研究所吸引，虽然戈尔茨坦认为这是一个科学的死胡同，但赖克还是不顾反对，把职业生涯押在了人类演化遗传学上。

成为赖克博士导师的戈尔茨坦后来回忆道：“我第一次见到他的时候，立刻就发觉他很聪明，但给人的印象是有点害羞，性格不太强势。”事实证明，这个看似柔弱的年轻人的内心有着最为坚定的信念。他

的路走对了。

古人类DNA领域开创者

2007年，古遗传学领域的开创者之一、德国马克斯·普朗克演化人类学研究所所长斯万特·帕博（Svante Paabo）向赖克抛来了橄榄枝：邀请赖克加入他组建的尼安德特人基因组国际分析团队。当时，帕博及其同事已经研发出了采集、检测古DNA的很多技术，为古DNA革命奠定了基础。而赖克在过去几年里成了研究人类群体混合的革新者，从而吸引了帕博的目光。

自加入帕博的团队起，赖克就每年3次前往德国，在证实尼安德特人与部分现代人之间存在混血现象的过程中，发挥了重要作用。2010年的一天晚上，帕博带赖克去了一个啤酒屋，在他们喝酒闲谈的时候，帕博告诉赖克，他拿到了一根保存完好的古人类指骨，并邀请赖克参与全基因组数据分析。这次邀请被赖克称为他“科学生涯中最大的幸运”。

从这仅存的一根指骨出发，赖克等人从DNA数据中发现了一种新的古老型人类——丹尼索瓦人，并随后在当代人身上发现了丹尼索瓦人的血统。这一成果创立了由基因组测序驱动考古学研究的新范式，彻底打开了古DNA革命的大门。赖克从这项研究中受到了极大的震动，对古DNA领域有了全新的思索。

2013年，赖克在美国建立起世界顶级的古DNA实验室——“古基因组工厂”，使古DNA测序由手工作坊时代跨入了工业化时代。自那时起到2018年，赖克的“古基因组工厂”已经生产了7 000多份古人类全基因组数据，占全世界总量的一半以上。德国马普人类历史科学研究所所长约翰内斯·克劳泽（Johannes Krause）评价道，古DNA领域正是有了大卫才少走了至少30年的弯路。



付巧妹、王传超的老师



古DNA测序技术就像是17世纪发明的光学显微镜，打开了一扇通往从未被探索过的世界的大门。赖克和同事们开创了研究古DNA以追踪古代人类迁徙的大数据分析技术。他的工作揭示了人群混合是如何塑造现代人的，并阐明了不同人群的疾病风险因素。

到目前为止，古DNA革命的中心一直都是在欧洲。赖克认为，在未来十年内，来自中亚、南亚、东亚和非洲的古DNA将同样带来巨大的惊喜。他致力于建立一本通古达今的古DNA地图集，将全球各地几十万年以来的所有人群高密度地记录下来，为人类历史提供基本参考框架。

为了实现这一目标，赖克不遗余力地培养人才。他实验室的毕业生里，已经有3个人建立了自己的古DNA实验室。他对中国的古DNA领域

抱有殷切的期望，中国科学院古脊椎动物与古人类研究所古DNA实验室主任付巧妹研究员、厦门大学人类学研究所所长王传超教授都曾在赖克的实验室做博士后研究。

回顾自己的研究经历时，赖克谦虚地把自己的角色定位为助产士，他不仅要将古DNA引入遗传学家的研究领域，还要把古DNA带到考古学家和公众的面前，让所有人都认识到古DNA的巨大潜力。

作者演讲洽谈，请联系

speech@cheerspublishing.com

更多相关资讯，请关注



湛庐文化微信订阅号

湛庐CHEERS 特别制作

刘慈欣

著名科幻小说家，《三体》作者

《人类起源的故事》以古DNA技术为依托，让我们对过去10万年人类迁徙和融合的历史有了全新认识。大卫讲述的这个故事，让我们对人类的未来有了更多的遐想：我们会迁徙到哪里，我们会遇到谁，双方是打一场遭遇战还是融合在一起？大卫是哈佛医学院的顶尖科学家，也是讲故事的高手，他的这本好书千万不能错过。

付巧妹

中国科学院古脊椎动物与古人类研究所古DNA实验室主任

古基因组学，如同碳-14测年法一般，为人类历史与演化研究领域带来了革命性的认知。这部书不仅介绍了世界各区域的最新研究动态，而且填补了之前语言学或考古学未能揭开的历史空白，使我们有机会认识到一个更为完整的、囊括不同地区的古代人群生活或交流互动的画面，尤其是针对近几万年到几千年的人类历史研究所发现的许多令人惊讶、意想不到的历史事件。可以说，这部书完成了一次对不同时期人类历史的整合，然而更为重要的是，它体现出相关研究者和实验技术在科研革新的不同进程里所发挥的重要作用以及亟待完善的地方，让我们留有空间，亦留有希望，去期待更多的研究和发现。

万维钢

科学作家，得到App《精英日课》专栏作者

基因组测序是古人类学的颠覆性武器，我们以前所以为的所有关于人类演变的知识，凡是跟这本书所代表的当前科学理解不一样的，都只能改写。这本书至少会带给你两大思想冲击：第一，我们传统上以为人类原本是一支，后来就好像树干分叉一样分成了今天的各个种族——错了！根本不是一棵树。历史上有过跟今天完全不同的种族，各个种族一直在混合，今天我们看到的都是历史上重新混合出来的新种族。第二，中国人到底是怎么来的？这本书的第8章会

让你大吃一惊。

严锋

复旦大学中文系教授，《新发现》杂志主编

这是一本给全人类的寻根指南，人类大家庭如何开枝散叶，又如何脉脉相通，都将在大卫·赖克笔下一一铺陈开来。他的文字干净、克制，却带给我们一场好奇心的盛宴，偶尔透露出的深情更是感召我们反抗黑暗、成为更好的人。

刘擎

华东师范大学教授

这是一部科普杰作，出自一位出类拔萃的年轻科学家。大卫·赖克以古遗传学最前沿的研究证据，破解了人类的起源和曲折演化之谜。他在清晰冷静的行文中讲述令人惊奇的故事，挑战流行的观念与常识，激发读者重新理解“我们是谁”以及“我们何以至此”。

袁越（土摩托）

《三联生活周刊》主笔

要想知道人类从哪里来，DNA序列是目前最有效的分析手段，本书是目前该领域最新进展的一个阶段性总结，很多旧观念都被颠覆了。

河森堡

国家博物馆讲解员，《进击的智人》作者

我一直相信，人类历史中的任何行为都有自然科学的底层逻辑，而本书所聚焦的古DNA正是用自然科学阐述历史的有力武器。

小庄

果壳联合创始人，科学艺术研究中心主编

我非常着迷于赖克这种类型的科学家的研究，他们的工作使得历史研究范式都发生了改变，可篡写的部分越来越少，我们在看到数据

时常常如大梦初醒。

贾雷德·戴蒙德

《枪炮、病菌与钢铁》作者

几乎没什么问题能像人类的起源一样，让我们为之如此心醉神迷。如果你想弄清过去10万年间的人类进化史，这本书就是你的最佳选择。

悉达多·穆克吉

《众病之王：癌症传》《基因传》作者

这本书清醒理智的表面之下，涌动着挑战思想极限的兴奋癫狂。我必须时不时猛然站起，让大脑散散热，才能继续阅读下去。用两个词来形容就是：惊心动魄、无比重要。

丹尼尔·利伯曼

哈佛大学人类进化生物学教授，《人体的故事》作者

这本书将把你惊得目瞪口呆。赖克讲述了人类如何到达地球上每一个角落的惊人故事，而在他和其他科学家揭开古DNA的秘密之前，这个故事无人知晓。赖克在书中展现出来的勇敢、慈悲和高度个人化的情感高潮将彻底改变你对“祖先”和“种族”的看法。

纳西姆·尼古拉斯·塔勒布

《黑天鹅》《反脆弱》作者

科学终于进入了历史领域。《人类起源的故事》是一个里程碑，而不仅仅只是一本书。这是一个新的文化项目的开端。你最好买两本，这样丢了一本也不怕。

《自然》杂志

这是一部带我们跟随祖先的脚步穿越时空的惊艳之作。基因组学和统计学已经拉开了新科学的帷幕，就像《权力的游戏》中的性爱和权力斗争那样的好戏即将上演。



扫码获取湛庐阅读App，

搜索“人类起源的故事”，

直达大卫·赖克的精彩演讲和访谈。

什么是彩蛋

彩蛋是湛庐图书策划人为你准备的更多惊喜，一般包括：①测试题及答案；②参考文献及注释；③延伸阅读、相关视频等。记得“扫一扫”领取。

古DNA——听DNA说前世今生

杨焕明
中国科学院院士，华大基因理事长

古DNA是20世纪生命科学最亮丽的进展之一。

生命的最主要特点是演化，现代生命科学的灵魂是演化论，君不闻“离开演化，生物学就成了空话”（Nothing in biology makes sense except in the light of evolution）之说。

化石的发现和研究，为演化论提供了最有说服力的依据。可是化石能给我们讲的，还只是故事的第一段。它的发生“年份”，还只能借助发现那个化石的地质年份和物理参数（放射线的定时衰减）等非生物学的推论。那么，怎么让化石开口给我们讲更多、更动听的真实故事呢？

关于演化的最直接且最可靠的研究，得益于20世纪生命科学经历的两场革命。2018年，我们庆祝了DNA双螺旋结构发现65周年。DNA的二级结构最圆满地解释了遗传物质通过“双链／碱基”互补的复制，DNA的一级结构——4种基本单位A/T/C/G的排列顺序贮存了所有生命的遗传信息。2018年，我们还庆祝了国际人类基因组计划（HGP）完成15周年，这一生命科学的“第二场革命”第一次初步分析了基因组DNA序列，并对DNA序列所蕴藏的生命奥秘进行了史无前例的全面探索。

HGP哺育了科学研究的一种新的文化——合作的文化，即我们今天所颂扬的“HGP精神”所表述的“共需、共有、共为、共享”；创立了生命科学的一个新的领域——以基因组学为领头羊的“组学”，也使演化论进入一个新的阶段——“演化组学”；催生了一项新的技术——DNA测序。一方面，DNA测序技术使我们对生命世界的多样性进行了史无前例的比较，通过比较动物、植物、微生物基因组序列的异同，为我们提供了前所未有的生命演化的间接证据；另一方面，这一技术催生了痕量的纳克（nanogram）以至于皮克（picogram，纳克的千分之一）的DNA的测序。新老技术的密切结合，使得古DNA成为现代科学中最亮丽的一颗明珠。

近年来，经过全球各古DNA、基因组学中心的共同努力，针对各种材料的DNA提取与纯化技术获得了重大改进，使得经典定义的化石与拟化石生物残骸等古代生物材料，如人类的骨骼牙髓，还有近几年新发现的发丝、发根和耳骨等，尽管严重降解，尽管只是痕量，都能用于DNA的序列分析。古DNA的现代污染和异种污染的处理，所有组学大数据的比较和智能分析，特别是基因组变异发生年代的估计和蛋白质的分析等诸多方面已有了很大的改进。化石终于开口，开始给我们慢慢讲解它的前世今生。完全可以这样说，近年来古DNA（应称为考古组学，paliaomics）给我们提供的信息，特别是这几年的研究成果，可能大于几百年演化研究的总和。这些成果包括人类的最后一次“走出非洲”，人类向世界各地的迁移，尼安德特人和丹尼索瓦人与现代人类的亲缘关系的直接证据，以及迄今最为久远（可能距今70万～60万年）的始祖马的DNA等。

本书的作者大卫·赖克是一位全球著名的遗传学家，以研究古代人类的群体遗传学而闻名。他是哈佛医学院遗传学系的教授，也是博德研究所的首席研究员（PI）。赖克教授在2015年因其对科学的贡献而成为《自然》杂志的年度十大人物之一。他于2017年5月获得全球著名的丹·大卫奖。在过去10年中，赖克团队有着多项重大研究成果，尼安德特人与非洲以外的所有现代人类的祖先杂交这一惊人发现，便包含了他的突出贡献。当然，他所做的不止这些，其研究所揭示的人类演化路径更为复杂和令人兴奋：人群分离和重新形成，人群在选择压力下发生变化，人群的移动和交换等。

要向广大公众讲述演化这个故事，而不仅仅是写一篇供科学家阅读的专业文献，这是一个巨大的挑战。赖克很好地完成了这个挑战。正如考古学家和遗传学家图里·金（Turi King）在《自然》杂志上所写：赖克团队利用计算机开发了一些最复杂的统计和生物信息学技术，他们从古代个体的DNA碎片中精心重建基因组信息，然后深入研究这些信息并贡献了对人类历史的新认识。

感谢此书的作者大卫·赖克，他用深厚的科学素养为其讲述专业领域发展和研究的故事注入了灵魂；感谢此书的译者，他们用精湛的文字将此精彩的作品作了精美的诠释。语言清新流畅，让读者得以饱览。

推荐大家细心品读！

令人拍案叫绝的书

王传超
厦门大学人类学研究所所长，教授、博士生导师

大卫·赖克教授是古DNA领域的顶尖学者。德国马普人类历史科学研究所的约翰内斯·克劳泽（Johannes Krause）所长曾评价说，古DNA领域正是有了大卫才少走了至少30年的弯路。而大卫将自己的角色定位为助产士，不仅要将古DNA引入遗传学家的领域，还要把古DNA带到考古学家和公众的面前。通过出版这本书，我想他确实是做到了。

简学兄邀请我对大卫·赖克教授这本书的中译本进行校稿并写推荐序时，我是非常高兴和激动的，因为这本书我实在是太熟悉了！大卫·赖克教授是我的博士后导师，2015年6月，我们俩在他办公室第一次见面时所讨论的就是本书中的“南方路线”这一节。大卫的办公室有两面白板墙，我清楚地记得他当时在墙上画出欧亚人群的分支树形图，用来思考澳大利亚原住民是放在欧亚人群分支的内部还是外部。白板墙和树形图，这也是本书中大多数故事开始的地方，如果您觉得其中某些表述人群关系的段落晦涩难懂，不妨拿出纸笔随着大卫的文字也画一下分支树，或能豁然开朗。

大卫是一个极其理性、严谨认真、追求完美的学者，实验室发表的每一份数据、每一个图表最后都经由他反复斟酌，每一个发现都要和不同的人反复讨论、无数次验证。我每次读大卫写的东西，都会非常安心和踏实，因为我知道他写的每一句话的后面都会有一堆的支持证据。这本书涵盖了大卫及合作者们多年来的众多精彩发现，包括尼安德特人、丹尼索瓦人与我们现代人的混血，印欧语系的起源，印度人群的混合，南岛语系人群的扩张，美洲原住民的源流，以及众多新石器时代和历史时期古代人群的迁徙。大卫是其中多数发现的主导者或主要参与者，他总结整理了纷乱繁杂的证据之后，用通俗易懂的语言如讲故事般将数十万年的人类起源、迁徙、演化和混合的历史娓娓道来。其中的许多故事可能会颠覆您对人类历史和族群源流的认识，而且每读完一个故事，您多半会为其严密的逻辑和缜密的论证而拍案叫绝。

大卫虽是遗传学相关方向的科班出身，但他也一直在与语言学、考古学、历史学和人类学专家们沟通交流，非常虚心地向其他领域的专家学者们请教。他所写的故事也是多学科交叉的，既有自然科学的实证，又有人文社科的情怀，既重视知识的传播，又兼具趣味性和可读性，毫不枯燥。

大卫在书中不仅像是讲故事，而且更像是一位导师在引导我们如何做学问，他通过众多例子不厌其烦地跟我们说要跳出传统观点的樊篱，分辨什么可信、什么不可信，敢于以实验数据说话。大卫还分享了他认为应如何正确理解和对待人群之间存在的差异，希望能够做到让每一个个体都受到尊重，并直言不讳地批评试图将人群间的差异“种族化”的作家和学者。

书中还留有许多遗憾。在我结束博士后研究要离开波士顿的前一天，我陪大卫从哈佛医学院的新研究大楼一路闲聊走回他家，他说他非常遗憾人类现在对东亚的史前史还几乎一无所知，他重复了多遍他是多么期望东亚，尤其是中国也能像欧洲一样做出数千份的古人类全基因组水平的数据，我也回答了他多遍我们会努力弥补这一缺憾。现在我们在国内也建立了高水平的古DNA实验室，或许在他这本书再版的时候，就能加入更多来自东亚的故事。

最后，郑重向您和您的朋友推荐这本书，希望它可以回答您关于“我们是谁？”“我们从哪里来？”的疑问，也希望能引发更多的问题与讨论。

古DNA即将解开东亚人类历史之谜

我非常高兴为我这本书的中文版写一个序言。借此机会，我也想特别为我的中文读者们指出，当下的中国在古DNA研究领域面临着前所未有的机遇。这项强大的技术在中国的应用将是我们解开东亚人类历史之谜的关键。

当下我们对东亚人类历史的了解，远远少于对欧洲和西亚人类历史的了解。这并不是因为东亚的人类历史不重要，而仅仅是因为我们对东亚的研究不够。这种研究的缺乏在很大程度上是因为，全基因组的古DNA研究技术是在欧洲发明的，这项技术的发明者也就从他们的身边开始研究各种古人类遗骸。正因为如此，在我写这篇序言的时候（2019年3月），西班牙这个欧洲的小国家已经发表了396个古人类基因组，而中国才只有一个。要知道，中国的国土面积可是西班牙的19倍，人口是西班牙的30倍。

就算我们只考虑东亚临近地区，中国在全基因组层面的古DNA研究也是暂时落后的：相比于中国的一个古人类基因组，东南亚地区已经发表了43个，而太平洋岛国瓦努阿图也已经有26个了。

不过，这种情况很快就要发生改变了。

付巧妹博士——我有幸培养过的最有创造力的研究人员之一，已经在北京的中国科学院古脊椎动物与古人类研究所建立了一个世界级的古DNA实验室。王传超博士——我有幸共同培养过的一位研究人员，也已经在厦门大学建立了一个实验室。王博士对遗传学和人类学的综合性的渊博知识，令人印象深刻。吉林大学的周慧博士及其同事也开始使用全基因组的古DNA技术了。一项由中国研究人员主导的“万人古人类基因组计划”也正在筹划当中。

我很有信心，在接下来的几年里，来自这些或者其他项目的研究成果将转变我们对东亚地区久远的人类历史的认识。我们无法预测这些研究会发现什么，因为此前对不同历史时期和不同地理区域的古DNA研究都为我们带来了意想不到的发现。但我们可以肯定的是——正如读者在读完此书后会意识到的，这些发现将会是革命性的，它们将揭示人群与

人群之间新的联系。

以人为镜，可以明得失；以史为镜，可以知兴替

本书的灵感来自一位有远见的梦想家，卢卡·卡瓦利－斯福扎（Luca Cavalli-Sforza）。他开创了利用遗传学手段研究人类历史的先河。我曾师从他的一位学生，所以也算是他学派里的一员。在他的愿景里，我们可以透过基因组来理解人类的过去。为此，我深受鼓舞。

1994年，《人类基因的历史和地理》（*The History and Geography of Human Genes*）一书出版，这标志着卡瓦利－斯福扎的学术巅峰，它综合了当时考古学、语言学、历史学和遗传学上的发现，讲述了一个人类辗转发展的宏大故事。[1]该书对人类遥远的过去做了一个概览，但它受限于那个时代的认知水平，当时的遗传学数据极为匮乏，跟考古学和语言学的信息比起来，几乎可以忽略不计。仅有的一些遗传学数据在某些情况下可以揭示某些与其他领域吻合的模式，但由于信息量不够丰富，还不足以让人们提出新颖的洞见。实际上，卡瓦利－斯福扎所提出的少数几个重要的新论点，最终都被证明是错的。20年前，无论是卡瓦利－斯福扎还是像我这样的初学者，都还在DNA数据的黑暗时代里摸索。

1960年，卡瓦利－斯福扎进行了一次豪赌，这决定了他的整个学术生涯。他相信，我们基于当代人(1)的遗传多态性，就有可能把历史上的人类大迁徙给还原出来。[2]

通过接下来50年孜孜不倦的工作，卡瓦利－斯福扎的研究不断取得突破，似乎马上就要取得胜利。在开始这项工作之初，研究人类遗传变异的技术还很薄弱，他唯一能做的就是测量血液中的蛋白质，然后观察不同个体之间的差异，就跟医生在给病人输血前做血型检验那样。到了20世纪90年代，卡瓦利－斯福扎和同事们已经收集了来自不同人群的100多种不同性状。利用这些数据，他们可以根据个体间携带相同性状的频率，准确地对不同的个体按照大陆来源进行聚类。例如，欧洲人之间、东亚人之间、非洲人之间的聚合度都很高。到了20世纪90年代和21世纪初，他们在技术上突破了蛋白质变异数据的限制，开始直接分析DNA数据，也就是我们人类的遗传密码。他们从散布在地球各处的约50个人群中提取了约1 000人的DNA，并检查了这些个体在基因组中300个位置上的差异。[3]当他们利用计算机程序把所有的个体聚类成5个组的时

候，虽然这些计算机内并没有存储任何与人群标签有关的信息，但结果与人们出于直觉所划分的深层血缘关系非常一致。计算机分的5个组是：欧亚大陆西部人(2)、东亚人、美洲原住民、新几内亚人和非洲人。

卡瓦利-斯福扎特别感兴趣的是从人群历史的角度对当代人群的划分进行解读。他和同事们使用了一种特殊的技术来分析收集到的血液分组数据，可以从多个生物学差异性性状中识别出最有效的组合特征，并以这些组合来概括不同个体间的差异。在把这些血液分组的组合特征投射到欧亚西部的地图上之后，他们发现，其中一个组合特征在近东地区达到了最大值，然后沿着从东南到西北的方向朝着欧洲逐渐递减（见图1a）。[4]他们解释道，这是农民从近东进入欧洲的迁徙过程所留下的"遗传足迹"，而从考古学的角度来看，在9 000年前以后，的确发生过这样一个迁徙过程。逐渐递减的变化趋势则表明，第一批农民到达欧洲后，他们与当地的采猎者(3)发生了人群融合，在不断扩张的过程中，农民人群积累了越来越多的采猎者的血统——该过程也被称为"人口扩散"（demic diffusion）。[5]直到最近，很多考古学家仍将这个人口扩散模型当成一个考古学和遗传学交叉融合的经典例子。

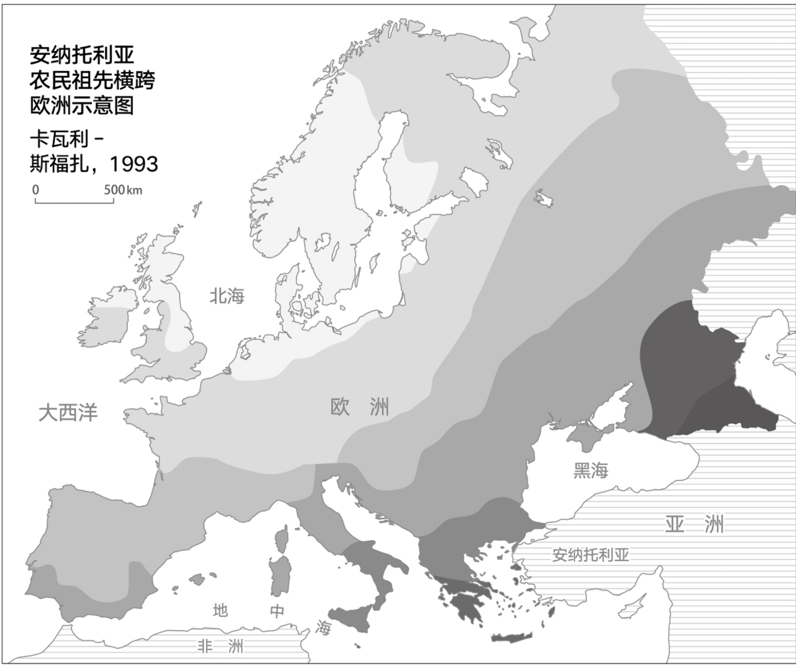


图1a　安纳托利亚农民祖先横跨欧洲示意图（卡瓦利-斯福扎版）

卡瓦利-斯福扎在1993年绘制的等值线图（上图做了一定调整）。基于当代人群的血液分组变异模式，他重建了农民从东方朝欧洲流动的过程，从中可以看出，农民祖先血统占比最高的区

域在欧洲东南部，靠近安纳托利亚(5)的地方。

上述模型在理论上很有吸引力，但却是错误的。其缺陷从2008年起开始显露出来。当时，约翰·诺文布雷（John Novembre）和同事们证明，即使没有人口迁移，也可以产生像欧洲那样的梯度变化。[6]然后，他们又表明，采用卡瓦利－斯福扎的数学方法，农业由近东向欧洲扩张的过程有可能会出乎意料地产生一个与迁移方向垂直的梯度(4)，而不是像真实数据中所呈现的与迁移方向平行的梯度（见图1b）。[7]

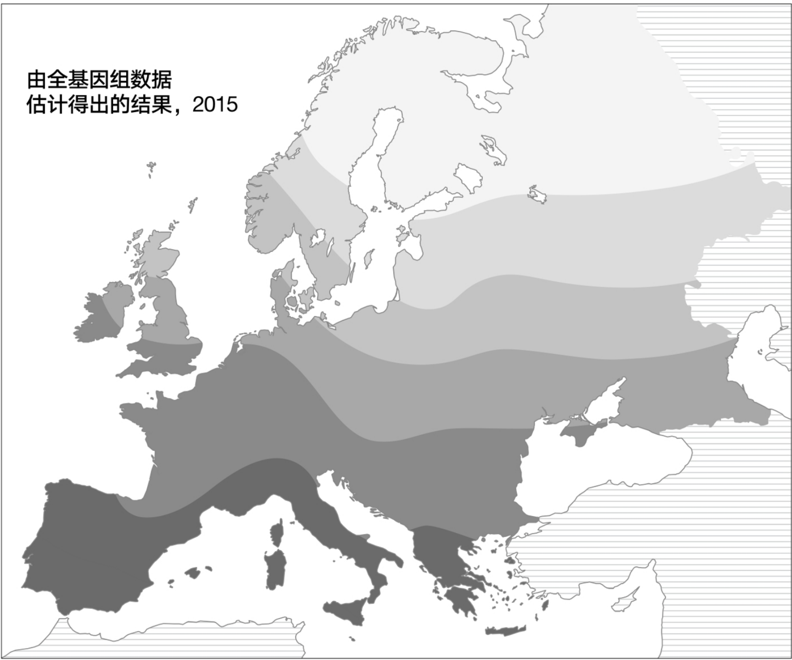


图1b　安纳托利亚农民祖先横跨欧洲示意图（全基因组数据版）

全基因组数据表明，欧洲农民祖先的主梯度变化方向非但不是东南到西北，而是几乎与此垂直。究其原因，主要是一支从东方迁徙来的游牧民族替代了大多数第一批达到的农民。

随着从古代骨骼中提取DNA的技术突破，“古DNA革命”（ancient DNA revolution）横空出世，最终推翻了人口扩散模型。基于古DNA革命的技术手段，我们发现，哪怕在欧洲最偏僻的地域，例如不列颠群岛、斯堪的纳维亚半岛和伊比利亚半岛，最早进入欧洲的农民也基本没有与采猎者相关的血统。实际上，他们的基因组中来自采猎者祖先的比例甚至比当代欧洲各处的人口还要低。而且，在今天的欧洲，人类基因组中来自早期农民祖先的比例最高的地区，不是卡瓦利－斯福扎根据血型数据所推断出来的欧洲东南部，而是位于意大利西部地中海内的撒丁岛。[8]

以卡瓦利 - 斯福扎的地图为例，我们就可以明白为什么他的豪赌出娄子了。他假设当代人群的遗传结构就像“回声”一样，可以反映人类历史上的一些重大事件，这点是正确的。例如，与非洲人相比，非洲以外人群的遗传多样性较低，这反映出在大约5万年前以后，人类走出非洲、从近东地区向外扩张，在此过程中逐渐丢失了遗传多样性。但是，当代人群的遗传结构并不能完美地复原古代事件的细节。难处不仅在于，相邻的人群会发生混血，从而模糊了历史事件所遗留下来的遗传信号。更大的困难是，我们现在已经从古DNA中知道，当今的人群几乎从未与同处一个地区的、远古时代的人群维持过严格的血缘继承关系。[9]在这种情况下，任何试图通过当代人类遗传结构来重建历史上人口流动的努力都摆脱不了其局限性。卡瓦利 - 斯福扎在《人类基因的历史和地理》中写到，他的分析已经排除了已知的、由人类大迁徙产生的人群，比如有着欧洲人和非洲人血统的美国人，他们的祖先是大西洋彼岸的移民，再比如像罗姆人(6)和犹太人这样的欧洲少数民族。卡瓦利 - 斯福扎所赌的，就是过去比现在要简单得多，通过聚焦在那些已知的、没有受到过重大移民活动影响的人群，就能够研究古时候居住在同一地方的人类的直系后代。问题是，古DNA告诉我们，过去并不比现在简单，人类总是在不断地动荡、融合，以及相互更替。

卡瓦利 - 斯福扎对人类史前史的开创性遗传学研究，使我想起了《圣经》中摩西那样有远见的领导者。卡瓦利 - 斯福扎的成就高于任何追随者，他创造了一个新的观察世界的框架。《圣经》里曾写道，“以色列中再没有兴起先知像摩西的”，但《圣经》同时也告诉我们，摩西是无法到达应许之地的。在带领他的人民行走旷野四十载后，摩西爬上尼波山，却发现对面的约旦河西岸可望而不可即。踏上这片应许之地的荣光，已经留给了他的继任者们。

以上就是过去利用遗传学对人类历史进行研究的情况。卡瓦利 - 斯福扎敢为天下先，洞察到了遗传学揭示人类历史的全部潜力，但他的愿景远超前于实现它所需的技术。然而，今天的情况已经大为不同了。时至今日，我们拥有了数十万倍的数据，而且还具备了探究古DNA中丰富信息的能力。在传统的考古学和语言学工具之外，这些信息已经成为研究历史上人类流动的更加确切的数据来源。

首批5个古人类基因组是在2010年公布的：几个古尼安德特人的基因组[10]，一个古丹尼索瓦人(7)的基因组[11]，一个在格陵兰发现的、约4 000年前的现代人个体的基因组[12]。接下来的几年里，又出现了另外5个

个体的全基因组数据，2014年则涌现了总计38个人的数据。到了2015年，古DNA全基因组分析领域的进展突飞猛进，出现了3篇论文，又分别添加了66个[13]、100个[14]和83个样本[15]。到了2017年8月份，仅我的实验室就独立产生了超过3 000个古样本的全基因组数据（见图2）。现在我们生产数据的速度非常快，以至于数据生产后，还没等到发表，这个领域内的总数据就已经翻了一倍。

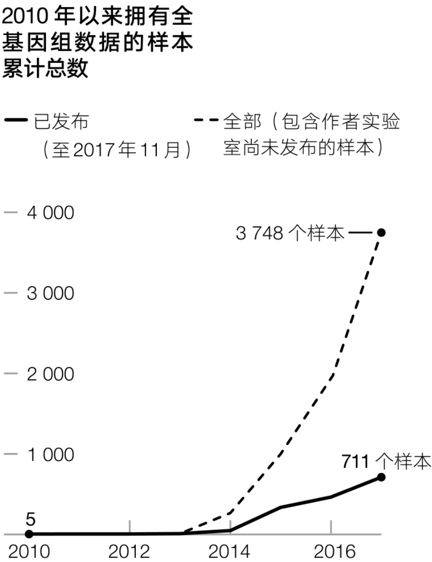


图2　**2010**年以来拥有全基因组数据的样本累计总数

现在，古DNA实验室生产数据的速度非常快，以至于数据生产和数据发布之间的间隔比将这个领域内的总数据加倍所需的时间还要长。

与古DNA革命相关的很多技术的发明者都是斯万特·帕博（Svante Pääbo）(8)，以及他在德国莱比锡马克斯·普朗克演化人类学研究所的同事们。该研究所开发此技术的目的是研究极其古老的样本，例如尼安德特人和丹尼索瓦人。我的贡献则在于将此技术扩展到大量的、相对较新的样本上，尽管这里所谓的“较新”也有数千年历史。传统上，一个学徒的培训周期是7年，而从2007年起，属于我的古DNA学徒期启动了：在尼安德特人、丹尼索瓦人等基因组项目上，我开始与帕博一起合作。到了2013年，帕博帮助我建立了自己的古DNA实验室，也是美国第一个专门研究古人类全基因组的实验室。在这方面，我的工作搭档是娜丁·罗兰德（Nadin　Rohland），在加入我的实验室之前，她也曾在帕博的实验室里度过了自己的7年学徒期。我们的想法是让古DNA研究工业化，也就是利用欧洲开发的、研究少数样本的技术，建立一个美国式的基因组

工厂。

罗兰德和我意识到，要想将古DNA研究工业化，关键在于帕博实验室的马蒂亚斯·迈耶（Matthias Meyer）和付巧妹所开发的技术。迈耶和付巧妹的发明是由其研究需求所催生的：他们需要从来自中国的田园洞(9)、有大约4万年历史的早期现代人遗骸身上提取DNA。[16]他们发现，从这个田园洞人的腿骨上提取的DNA之中，只有0.02%来自这个人自己，其余的都来自他死后侵入的微生物。这样一来，直接测序（direct sequencing）的成本就太高了，即便是采用大概在2006年之后出现的、成本已经低了数十万倍的技术还是不可取。为了解决这个问题，迈耶和付巧妹借鉴了医学遗传学家的做法：将最感兴趣的2%的基因组部分分离出来，再将剩下的98%丢掉。于是，他们两位从田园洞人腿骨的DNA里分离出属于人类的一小部分遗传序列，而丢掉了其余的部分。

迈耶和付巧妹开发的DNA分离方法对古DNA革命的成功至关重要。早在20世纪90年代，分子生物学家们就改造了印刷电子电路时使用的激光蚀刻技术，用来将选中的数百万个DNA序列附着在硅或玻璃晶圆上，在特定的液体中，这些DNA序列可以被分子剪刀（工具酶）(10)剪切下来。迈耶和付巧妹利用了这种办法，首先人工合成出了许多52个字母长的DNA序列，它们互相交叠着覆盖了人类第21号染色体的绝大部分，就像是屋顶上的瓦片。借助于高度相似的DNA序列容易互相结合这一特性，他们以人工合成的序列为“饵”，从田园洞人的古DNA中“钓”取了他们感兴趣的DNA序列。通过这种办法获取的DNA，大部分都来自田园洞人本身的基因组，而且还恰恰都是他们梦寐以求的那些片段。数据分析结果表明，田园洞人是一种早期的现代人，是最终演化成当代东亚人的那个支系的一员。同时，他们还发现，田园洞人身上古老型人类（archaic human）的遗传成分并不多，在几十万年前，古老型人类和现代人的支系就已经隔离开了。这就推翻了先前人们根据骨骼形状所做出的推断(11)。[17]

罗兰德和我改进了这种技术以便于研究整个基因组。我们与德国的同事合作，人工合成了一系列52个字母长的DNA序列，这些序列覆盖了超过100万个人类基因组中的位置。在这些位置上，我们已经知道不同的人会有不同的字母。我们使用这些“诱饵序列”来钓取人类的DNA片段（而不是微生物的），发现这种方法可以显著地富集我们感兴趣的DNA片段，有时候提取效率可以提升100倍以上。另外，因为我们只针对基因组中富含信息的特定位置进行处理，在效率上又有了额外大约10倍的

增加。我们实现了整个过程的自动化，利用机器人来处理DNA，使得一位研究人员可以在几天内同时研究超过90个样本。我们聘请了一批技术员将古代的遗骸取样并研磨成粉末，然后从粉末中提取DNA，再将提取出来的DNA转化成我们可以测序的形式。

以上是古DNA研究的实验室工作部分，但这仅仅是一个开始。除了这些，还有一项同样复杂的任务，那就是将测序得到的几十亿个DNA序列归类到它们所属的样本，并剔除掉那些已经受到污染的样本，最终生成一个便于使用的数据集。绍普·马利克（Shop Mallick）是一位物理学家，他6年前加入了我的实验室，并建立了整个计算机系统来完成上述这些工作。而且，随着数据性质的改变和数据规模的增加，他也在不断地对计算机数据处理的策略进行升级。

结果比我们预想的还要好。生产全基因组数据的成本降到了每个样本低于500美元。这比全基因组暴力测序（brute-force whole-genome sequencing）便宜了许多倍。更棒的是，采用我们的方法，在我们选择的骨骼样本中，有大约一半能获得全基因组数据。当然，成功率取决于所研究的骨骼的保存完好程度。例如，在俄罗斯寒冷条件下获得的古样本，其成功率为75%左右，而对取自近东地区炎热环境下的样本，我们的成功率只有30%上下。

这些进展意味着，对古DNA展开全基因组研究时，再也不需要事先筛选大量的骸骨，才能找到一个可分析的DNA样本了。相反，相当一部分曾被筛除的过去1万年内的样本，现在都可以转化为全基因组数据了。得益于新方法的使用，在单个研究中一次性分析数百个样本也是游刃有余。有了数据，人们就可以重建人群在流动过程中的诸多精致的细节，而这些细节将颠覆我们对历史的认知。

到了2015年底，我在哈佛的古DNA实验室已经发布了全世界一半以上的古人类全基因组。我们发现，北欧的人类群体在很大规模上曾经被5 000年前来自东欧大草原的一次大迁徙所替代；[18]1万多年前，农业在近东地区多个高度分化的人群中发展起来，这些人群随后又与农业文明一起向四面八方扩散和融合；[19]而3 000年前到达太平洋偏远岛屿[(12)]的第一批人类移民并不是今日当地居民的唯一祖先。[20]同时，我启动了一个调查当今人类多样性的项目，该项目使用了一种我与合作者一起为研究人类历史而设计的专用微芯片。我们使用这种芯片研究从全世界范围内1 000多个人类群体中选择出来的上万个个体——由此而产生的数据集，不仅在我的实验室，也在世界上其他研究遗传变异的实验室里，发

挥着中流砥柱的作用。[21]

古DNA革命对历史事件的解析、还原程度令人惊叹不已。我快博士毕业那会儿的一次晚餐，至今仍然让我念念不忘。当时跟我一起进餐的有我的博士生导师大卫·戈尔茨坦（David Goldstein）和他的妻子卡维塔·纳亚尔（Kavita Nayar），他们两位都是卡瓦利 - 斯福扎的学生。那是1999年，也就是全基因组古DNA技术发明的10年之前。我们在一起畅想，利用历史遗留下来的痕迹，我们到底可以在多大程度上将历史事件准确地重建出来。现在想想，当时如同做白日梦一般。一个手榴弹在房间里爆炸了，我们能把每一个残存的碎片都拼凑起来，把墙上的每一个弹片都考虑在内，从而得到爆炸前每一个物体的准确位置吗？一门语言早已绝迹了，我们能开启一个洞穴，利用尘封在内的、至今仍激荡着的数千年前话语的回声，把它复原出来吗？今天，古DNA技术使这一切细致入微的重建工作都成为可能。

如今，人类基因组变异分析在研究远古时期人口变迁中所起到的作用早已超越了传统的考古学工具——对文物的研究。[22]这几乎对所有人都是件惊喜的事情。卡尔·齐默（Carl Zimmer）是《纽约时报》的科学记者，经常撰写这个新领域的文章。他告诉我，当初被报纸分配来报道古DNA研究成果的时候，他还抱着一种过来给科学报道团队帮帮忙的心理，反正他的主攻方向是演化和人体生理学，穿插着跟进一下就可以了。他本来的设想是每隔6个月左右写篇文章，一两年之后相关的工作成果也就偃旗息鼓了。没想到，现在齐默发现，每隔几周就会有一篇重磅论文发表，而且还有愈演愈烈之势。

我们这本书所讲述的，就是在人类历史研究中的基因组革命。这场革命源自全基因组数据，由一系列连珠炮似的发现所组成。全基因组意味着对所有的遗传信息进行一次性的分析，而不是仅对其中像线粒体DNA（mitochondrial DNA）这样的小片段进行分析。从古人类遗骸中提取全基因组DNA的新技术则使这一次基因组革命如虎添翼、威力大增。在本书中，我没有试图去追踪以前人们通过遗传学手段来研究历史的过程，几十年来，人们从对骨骼差异的分析起步，已经发展到对人类基因组中极少数片段的遗传差异进行研究。尽管所有这些努力都对人群间的关系和迁徙给出了新见解，但在2009年以后涌现出来的海量数据面前，这些见解都显得如此苍白无力。在2009年前后，对基因组中个别位置的研究或许凑巧会引出某些重要的发现，或者为某种假说提供一些支撑性的证据。但总的来说，在2009年之前，这些遗传学的证据都属于无

心插柳的产物，在主流考古学中始终处于从属的地位。然而，到了2009年以后，全基因组数据开始大展身手，破天荒地对考古学、历史学、人类学，甚至语言学中某些习以为常的观点提出了挑战，而且还开始解决这些不同领域之间的矛盾之处。

古DNA革命正在以摧枯拉朽之势改变着我们对人类历史的看法。然而，目前还没有一位正投身于这场革命的遗传学家开始撰写书籍，阐述其影响、解释其机制，并描绘出新的科学方法是怎样帮助科学家们去伪存真的。古DNA革命的方方面面需要从晦涩难懂、充满术语的科学论文中提炼出来，更不用说这些论文有时还带着几百页密密麻麻的描述实验方法的附件了！因此，本书的目标是以古DNA这个非凡的视角，向读者提供一个人类历史的清晰画卷——一本专家和外行都能雅俗共赏的、讲述古DNA的故事的书籍。我无意于写一本集大成的综述，因为在这个领域里，变化一日千里，当本书到达读者的手中时，它所描述的一些先进的东西或许已经落伍，甚至被推翻了。在我写作此书的3年中，又有许多新的发现爆发出来，所以我在这里所描述的大部分内容都是我开始写作后才显现的成果。因此，我希望读者能够将本书中的话题看作是全基因组研究所能发挥的爆发性威力的例子，而不是看作对科学的一个阶段性总结。

在本书中，我将引领读者一起来进行一场发现之旅。每一章节都像是一场讨论会，每个读者在一开始时或许都有自己的一个观点，而结束一个章节时，读者会发现结论大相径庭。其实这就是本书的目的。我会以讲述自己的相关工作为主，因为在这上面，我有极大的发言权。不过，我也会讲述一些我没有参与的、对整个故事都至关重要的工作。这种讲故事的方式不成比例地突出了我的实验室的成果，对此我表示道歉，特别是对那些做出了同样重要贡献、而我没有提及名字的人士。我的首要任务不是书写一篇科学综述，而是通过讲述基因组革命的奇妙和精彩，让读者沉浸在一个个引人入胜的故事里。

我还强调了一些正在浮出水面的主题，尤其是人们发现，在人类历史上，高度分化人群之间的混血曾经反复出现、屡见不鲜。今天，许多人仍认为，人类可以按照生物学特征归类到各种“原始”（primeval）群体中去，这与“种族”（race）的概念相对应，种族的起源就是数万年前分居的人群。但是，过去几年里，在新的数据面前，长期以来的“种族”观点已经被证明是错误的。而且，这一新的批判与过去百年间人类学家对“种族”概念的批判截然不同。基因组革命带来了一个令人震惊的发

现，也就是即便在相对近期的时代里，人群之间虽然一直存在着巨大的差异，但彼此的分界线却是今非昔比。从1万年前的人类遗骸中提取的DNA告诉我们，当时的人群结构与今日有着本质的不同。今日的人类是过去的人群混血的结果，而过去的人类同样也是混血的结果。所以，人群的大融合才是主线，不管是非洲裔美国人，还是美洲的拉丁裔人群，他们都只是这条主线上的最新一代而已。

本书分为3个部分。

第一部分，“人类的历史深处”，描述了人类基因组不仅提供了受精卵发育所需的所有信息，还包含了我们物种的历史。第1章，“我们是谁”，提出基因组革命的意义不在于揭示了人类和其他动物相比所具有的特质，而在于揭示了人类形成的历史过程：人类的迁徙与融合。第2章，“尼安德特人”，叙述了人们是如何利用古DNA技术，突破性地获取了尼安德特人的基因数据，从而发现人类的这个大脑袋亲戚是怎样与非洲以外的现代人祖先发生混血的。第3章，“丹尼索瓦人”，着重强调了古DNA如何帮助我们发现意想不到的历史事件，以及古DNA如何初战告捷，发现了考古学家从未预言过的古老型人类——丹尼索瓦人。而在当代新几内亚人身上，也发现了其祖先与丹尼索瓦人发生过混血的痕迹。丹尼索瓦人的基因组序列同时带动了一系列古人类种群及其混种的发现，这确切地证明了，大融合才是人类发展的中心要素。

第二部分，“人类的演化之路”，讲述了基因组革命和古DNA如何改变了我们对现代人支系的认知，并以人类群体大融合为主旨，带领读者开始周游世界。第4章，“‘幽灵人群’”，介绍了这样一种思路：人们可以借由遗留在当代人身上的遗传物质，从蛛丝马迹出发，重建那些早已不知踪迹、未经混血的“纯种”的人类群体。第5章，“现代欧洲的形成”，解释了当代欧洲人是如何从3个高度分化的人类群体传承下来，以及这3个人类群体如何在过去的9 000年中逐渐融合在一起。在古DNA技术产生之前，考古学家们做梦也没想到这一点。第6章，“碰撞中诞生的印度”，揭示了在不同时间、不同地点下，南亚人类群体的产生与欧洲人何其相似。两者都经历了两次大融合。第一次是9 000年前的近东地区农民的大规模移民，这些移民与原住的采猎者相融合。第二次是5 000年前来自欧亚大草原的大规模移民，这一次又给南亚人类群体带来了另一个祖先。与之同行的，也许还有印欧语系的语言。第7章，“追寻美洲原住民的祖先”，展示了如何通过对现代DNA和古DNA的分析证明，在欧洲人到来之前，美洲原住民的祖先可以追溯到来自亚洲的好几波移民。

第8章，“东亚人的基因组起源”，描述了东亚人的祖先有多少是源于中国的农业中心地带的人口扩张。第9章，“不可或缺的非洲人类史”，特别讲述了古DNA的研究如何掀开蒙在非洲大陆之上的层层面纱，揭示了过去几千年来农民的大规模扩张，以及农民与原住民之间要么此长彼消、要么相互融合的深厚历史。

第三部分，“颠覆性的基因组”，则将重点放在了基因组革命的社会意义上。我们将如何看待自己在世上的位置？如何构建与同样活在当下的超过70亿人口的关系？前有古人，后有来者，我们和他们又有何牵连？针对这些问题，基因组革命都能给我们一些新的启示。第10章，“基因组中的不平等”，展现了古DNA研究如何揭露人群之间、性别之间、同一人群内不同个体之间社会权力不平等的深层历史，以及这种不平等是如何决定了繁殖的成败。第11章，“基因组中的种族和身份”指出，20世纪出现的一种所谓正统观念早该寿终正寝了，这种观念认为，人群之间的关系是如此的紧密，以至于平均说来，它们之间不可能存在着实质性的生物学差异。不过，本章同时也表明，长期以来种族主义的世界观更是与遗传学数据告诉我们的事实天差地别。本章中也提出了一种新的看待人类群体差异性的方式——一种由基因组革命所启迪的方式。第12章，“古DNA的未来”，这是关于基因组革命下一步何去何从的讨论。借助于古DNA，基因组革命终于实现了卢卡·卡瓦利－斯福扎的梦想。作为一种研究过去的人类群体的工具，古DNA一点也不比传统的考古学和历史语言学逊色。而且，古DNA和基因组革命还可以回答过去无法解决的深层次问题：发生了什么，也就是古人类之间有何等恩怨情仇，人类迁徙又如何促成了考古学记录中的沧海桑田。古DNA技术对考古学家们来说应该是一种解放性的手段，考古学家们离这些问题的答案越近，他们就越能充分地研究最感兴趣的话题，也就是，为什么会有这些变化？

在读者全心投入本书之前，请容我讲一个2009年我在麻省理工学院的一次客座讲座中遇到的事情。我的那次讲座是一门课程在学期末的最后几堂课之一，目的是给该课程增加一些趣味性。这门课程旨在向学生们介绍，在寻找疾病治愈手段的过程中如何借助计算机进行基因组研究。我提到了印度人群的历史，当时一位坐在前排中间的本科生一直盯着我看。我在做总结的时候，她笑着问我：“你是怎么获得研究资金来干这事的？”

我嘟囔了一些关于人类历史对遗传变异的影响，以及为了识别疾病

的风险因素，了解人类的历史是如何如何重要之类的话。我举了一个例子，讲到在印度存在着数千个不同的人群，其中某种疾病的发病率很高，原因是导致这种疾病的遗传突变恰好是由其人群奠基者所携带的，随着群体规模不断扩大，这种突变的频率也在群体内大大增加了。后来，当我向美国国家卫生研究院提出基金申请的时候，我就是顺着这种思路，建议找出在不同人群中发生频率不同的疾病风险因素。自从2003年我组建实验室以来，这类资助支持了我大部分的工作。

诚然，这些话都没错，但我希望当时我能够理直气壮地给出不同的回应。我们科学家，受困于科研资助体制，经常要证明我们的研究工作在卫生或科技方面有实用价值。但是，人类的好奇心本身难道不应该被认可吗？对人类来说，回答“我们是谁”这样的基本问题难道不应该作为我们这个物种的头等大事吗？一个开明、进步的社会，难道不应该推崇、重视智力活动吗？哪怕这些活动可能没有直接的经济或者其他实用价值。我再次呼吁，对人类自身历史的研究至关重要，无论是艺术、音乐、文学，还是宇宙学等。这些研究，可以让我们对人类的共同处境保持警醒的认知。这些认知越是在意料之外，对人类就越是举足轻重。

目录

推荐序一　古DNA——听DNA说前世今生
推荐序二　令人拍案叫绝的书
中文版序　古DNA即将解开东亚人类历史之谜
引言　以人为镜，可以明得失；以史为镜，可以知兴替

第一部分　人类的历史深处

基因组革命揭示了人类形成的核心过程：迁徙与融合。科学家利用古**DNA**技术，先后发现了人类祖先与尼安德特人和丹尼索瓦人的混血事件。随后，一系列古人类种群及其混种纷纷被发现，彻底改写了我们对人类历史的传统认知。

01　我们是谁
写在基因组里的人类编年史
“古DNA之父”帕博的新发现
十万个亚当和夏娃
我辽阔广大，我包罗万象
“我们是谁”没有简单的答案

02　尼安德特人
不期而遇
尼安德特人的DNA
尼安德特人和非洲以外人群的密切关系
从将信将疑到确信无疑
融合于近东
自然选择在抹除尼安德特人血统
正反合

03　丹尼索瓦人
来自东方的惊喜
一根指骨里找出来的丹尼索瓦人
混血，原本就是人之常情
突破赫胥黎线
认识一下南方丹尼索瓦人
丹尼索瓦人血统帮助了现代人
超级古老型人类

“走出非洲”还是“走回非洲”
迄今最古老的DNA

第二部分　人类的演化之路

科学家在古NDA革命中发现，全球各地的人类都是多次人群迁徙、融合后诞下的混血儿。所谓“纯种”的祖先早已不见踪迹，他们只占据了我们的部分基因组，成了活在DNA里的“幽灵人群”。人类历史就是一个又一个人群分离与融合的大循环。

04　“幽灵人群”
推断出了个“古代欧亚北部人”
马耳他男孩
基部欧亚人
早期欧洲采猎者经历的五大事件
当代欧亚西部人是怎样炼成的

05　现代欧洲的形成
奇怪的撒丁岛
建造巨石阵的人都去哪儿了
横空出世的颜那亚人
草原人闯入中欧
英国陷落
印欧语系的起源

06　碰撞中诞生的印度
印度河文明的衰落
交锋之地
小安达曼岛上与世隔绝的人群
都是混血儿
血统中的“权力的游戏”
文明暮色中的人群融合
历史悠久的种姓制度
击退遗传厄运
两块次大陆的故事：印欧的平行历史

07　追寻美洲原住民的祖先
人类起源的故事
遗传学研究陷入困境
为争夺遗骸对薄公堂

第一批美洲人的遗传学证据
基因组学“复活”了约瑟夫·格林伯格
Y群体
第一批美洲人之后

08　东亚人的基因组起源
“南方路线”假说的失败
现代东亚人的早期历史
长江和黄河流域的“幽灵群体”
东亚周边的重大混血事件

09　不可或缺的非洲人类史
重新审视我们的非洲家园
造就现代人的一次混血
农业文明的扩张和语言的传播
重建非洲采猎者的历史
非洲人类历史研究的前景

第三部分　颠覆性的基因组
基因组里镌刻着人群之间、性别之间、阶层之间的社会权力不平等，这种不平等根深蒂固，但这不是我们接受它的理由。基因组里也镌刻着人群之间的生物学差异，但这种差异与种族主义的世界观判若鸿沟。古DNA革命将继续书写翻天覆地的篇章，回答“我们是谁，我们从哪里来”。

10　基因组中的不平等
伟大的融合
开国元勋
基因组里的“不平等”信号
人群融合过程中的性别偏差
社会不平等的遗传学研究前景

11　基因组中的种族和身份
存在“生物学种族”吗
描述血统的语言
真实的生物学差异
来自基因组革命的独到见解
个人身份的新基础

12　古DNA的未来
考古学迎来第二次科学革命
建立全人类的古DNA地图集
助人类生物学一臂之力
古DNA实验室开疆辟野
尊重古人的遗骸

致谢
图片注释
正文注释
译者后记
出版说明



第一部分

人类的历史深处

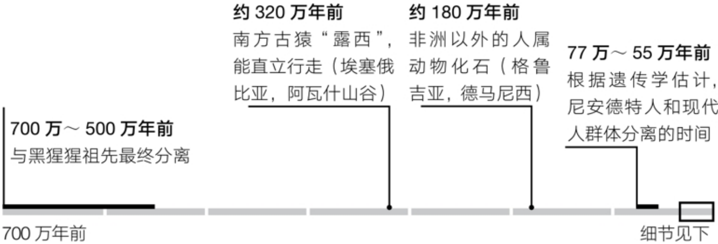
基因组革命揭示了人类形成的核心过程：迁徙与融合。科学家利用古 DNA 技术，先后发现了人类祖先与尼安德特人和丹尼索瓦人的混血事件。随后，一系列古人类种群及其混种纷纷被发现，彻底改写了我们对人类历史的传统认知。

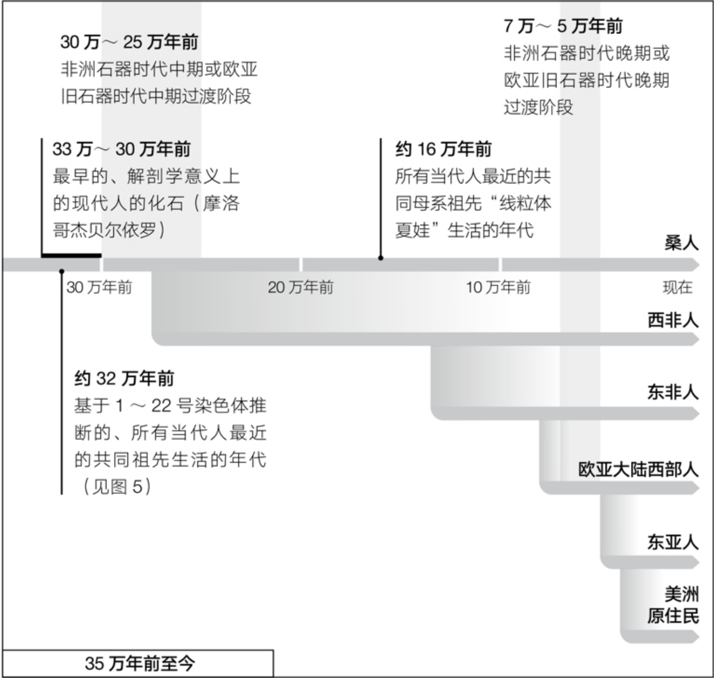
01

我们是谁

第一部分

现代人的历史

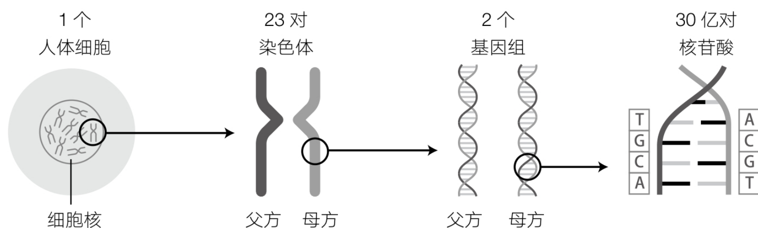

约 320 万年前
南方古猿“露西”，能直立行走（埃塞俄比亚，阿瓦什山谷）
约 180 万年前
非洲以外的人属动物化石（格鲁吉亚，德马尼西）
77 万～ 55 万年前
根据遗传学估计，尼安德特人和现代人群体分离的时间
700 万～ 500 万年前
与黑猩猩祖先最终分离
700 万年前
细节见下


30 万～ 25 万年前
非洲石器时代中期或欧亚旧石器时代中期过渡阶段
7 万～ 5 万年前
非洲石器时代晚期或欧亚旧石器时代晚期过渡阶段
33 万～ 30 万年前
最早的、解剖学意义上的现代人的化石（摩洛哥杰贝尔依罗）
约 16 万年前
所有当代人最近的共同母系祖先“线粒体夏娃”生活的年代
桑人
30 万年前
20 万年前
10 万年前
现在
西非人
约 32 万年前
基于 1 ～ 22 号染色体推断的、所有当代人最近的共同祖先生活的年代（见图 5）
东非人
欧亚大陆西部人
东亚人
美洲原住民
35 万年前至今

写在基因组里的人类编年史

要理解遗传学为什么能够揭示人类的过去，就先要了解基因组是怎样记录信息的。所谓基因组，就是我们每个人从父母那里继承而来的所有遗传密码的集合。1953年，弗朗西斯·克里克（Francis Crick）、罗莎琳德·富兰克林（Rosalind Franklin）、詹姆斯·沃森（James Watson）、莫里斯·威尔金斯（Maurice Wilkins）[(13)]向人们表明，人类基因组是由两条长链上的约30亿个化学单元（总计60亿个）写就的，每一个化学单元都可以被编码成为字母表中的字母：A（腺嘌呤）、C（胞嘧啶）、G（鸟嘌呤）和T（胸腺嘧啶）。[1]我们所说的“基因”（gene）指的就是这些链条上的微小片段，通常每一段包含大约1 000个字母。细胞中大部分的生理活动都需要蛋白质来执行，而基因就是组装这些蛋白质的模板。基因与基因之间是未经编码的、没有意义的片段，有时也被称作“垃圾”DNA。通过使用某些仪器，我们可以启动DNA片段上的化学反应，当这种化学反应沿着DNA序列发生的时候，会依次发出特定的光亮，每个字母A、C、G和T发光的颜色都是不一样的，如此一来，再加上一个相机，我们就可以将字母的顺序扫描进入计算机了。

虽然绝大多数科学家关注的主要是每一个基因中包含的生物学信息，但需要注意的是，DNA序列之间也偶尔会存在一些差异。这些差异是由于过去某个时刻在基因组复制的过程中发生的随机错误所导致的，这种随机错误就是突变（见图3）。这些差异发生的概率大约是每1 000个字母发生一次，在基因和“垃圾”序列中同样存在。正是这些差异使得遗传学家可以去探索过去的事件。不相干的基因组之间在总共大约30亿个字母中通常会存在300万个不同之处。由于遗传突变累积的速率或多或少是恒定的，两个基因组之间在任一片段上的差异密度越大，说明这两个片段距离最近共同祖先的时间就越长。所以，差异密度就是一个生物计时器，记录了历史上的某一个关键事件是在多久以前发生的。



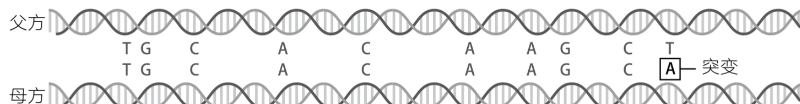


图3 基因组和突变

基因组包含大约30亿对核苷酸，均可以利用字母来表达：A（腺嘌呤）、C（胞嘧啶）、G（鸟嘌呤）和T（胸腺嘧啶）。两条对齐的字母序列中大约99.9%是相同的，但最后剩下的0.1%是不同的，从这些不同中可以反映出突变累积所花的时间。通过这些突变，人们可以辨识出两个人之间亲缘关系的远近。同时，这种突变也精确地记录了历史上的信息。

遗传学在研究人类历史的问题上第一次崭露头角是从线粒体DNA开始的。线粒体DNA是基因组的一小部分，只占总数的20万分之一左右，它由母系遗传，从母亲传给女儿，再由女儿传给外孙女。1987年，艾伦·威尔逊（Allan Wilson）和同事们对世界各地不同人群的几百个线粒体DNA进行了序列分析，通过比较这些序列之间的差异，他们得以重建了人类的母系系谱树。[2]他们发现，这棵系谱树上最深的一个分支，也就是最早离开主干的分支，只存在于今天撒哈拉以南非洲（Sub-Saharan African）[(14)]的人里，这表明，现代人的祖先在非洲。相反，所有今天非洲以外的人都位于这棵系谱树位置较高的分支上。这一发现成功地整合了考古学、遗传学，以及20世纪80年代和90年代出土的骨骼化石证据，有力地支持了现代人源自几十万年前的非洲这一学说。根据已知的遗传突变速率，威尔逊他们估计，离我们最近的所有现代人的非洲祖先，即“线粒体夏娃”，生活在大约不到20万年前。[3]对这个数字，目前最佳的估计是16万年前。但是人们必须清楚，这个由遗传学推导出来的日期并不精确，主要原因就是我们对人类遗传突变的实际速率并不确定。[4]

人类最近共同祖先的发现掀起了轩然大波，因为它推翻了“多地区独立起源假说”（multiregional hypothesis）。根据这种假说，生活在非洲和欧亚大陆很多地方的当代人类，实质上都是从至少180万年前扩散到

此的直立人演化而来的。直立人（Homo erectus）是一个能制造粗制石器的古人种，大脑容量约是现代人的2/3。多地区独立起源假说意味着，直立人的后代是在非洲和欧亚大陆间平行演化的，今天居住在某一区域的人群是由当地的祖先繁衍而来的。因此，根据多地区独立起源假说，我们可以给出如下预测：当代人的线粒体DNA是在近200万年前分离出来的，也就是从直立人开始扩散之日算起。然而，遗传学数据却与此预测相悖。事实是，当代人类很大程度上是在一个晚得多的时间点才走出非洲的，其线粒体DNA的共同祖先生活的时间要比直立人扩散的时间晚将近9/10。

人类学方面的证据给我们勾勒出了一幅可能的画面。最早的具有“解剖学意义上的现代人”特征的遗骸可以一直追溯到30万到20万年前，而且都出自非洲。[5]所谓“解剖学意义上的现代人”也就是说，该遗骸的性状，例如球形头骨，处在当今各式人类的正常差异范围内。在非洲和近东地区以外，并没有任何令人信服的证据表明上述性状出现在10万年前，就连5万年前的证据也非常有限。[6]考古学证据也指出，大约在5万年前，石器工具的样式出现了巨大变化。这个时期，对欧亚西部的考古学家们来说，就是他们所熟知的旧石器时代晚期（Upper Paleolithic）；对非洲大陆的考古学家们来说，则是石器时代晚期（Later Stone Age）。经过这个时期后，石器的加工工艺出现了巨大的变化，而且每隔几千年就有一次革新，比之前快得多了。在这个时期人类的遗留物中，也增加了很多能够反映他们的审美观点和精神生活的文物：由鸵鸟蛋壳制成的串珠，抛过光的石手镯，以红色氧化铁为颜料的身体绘画，还有世界上最古老的具象艺术（representational art）。人类已知最早的雕像是一个大约4万年前的、由猛犸象象牙制成的史前狮子人雕像，出土于德国的霍伦施泰因-施达德尔（Hohlenstein-Stadel）。[7]同样，在法国的肖维岩洞（Chauvet Cave）里，也发现了一些大约3万年前的、描绘冰河时代之前的某些兽类的绘画。这些绘画，哪怕以今天的眼光来看，也是技艺精湛、美轮美奂的。

我们在考古学记录中发现的、从大约5万年前开始的变化急剧加速的现象，也反映在人群的变化之上。尼安德特人，从40万年前起就在欧洲大陆上繁衍生息，他们之所以被称为“古老型”人类，是因为他们的骨骼形状远超出了现代人的变化范围。而在41 000年到39 000年前之间，他们从其最后居住的西欧地区销声匿迹了，而这段时期正好处于现代人到来的几千年之内。[8]在欧亚大陆的其他地区以及南非[(15)]地区，人群替换的现象同样存在。在南非地区，遗址被废弃、石器时代晚期文化突然出

现等证据，都证实了人群的替换。[9]

对于上述变化的原因，一种很自然的解释就是：解剖学意义上的现代人不断扩散，其祖先就包括“线粒体夏娃”。他们代表了更为新颖、丰富的文化，并在很大程度上将各地的原住民取而代之了。

“古DNA之父”帕博的新发现

针对人类的起源，人们曾提出过各种争论不休的假说，等到了20世纪80年代和90年代，人们猛地发现遗传学这门学科可以干净利落地去伪存真，禁不住群情激昂、跃跃欲试。有些人甚至在考虑遗传学是否能做得更多，而不仅仅是为大约5万年前的现代人从非洲和近东地区向外的扩散提供证据。或许，基因本身也是这种人类扩散的原因呢？或许，对于我们在考古学记录上发现的加速变化现象，遗传学能够提供一个像DNA的四个字母那样简洁而优美的解释呢？

理查德·克莱因（Richard Klein）是一位人类学家。他笃信遗传变异可以解释为什么现代人的行为方式和先辈们如此迥然不同。他提出，无论是非洲的石器时代晚期革命，还是欧亚西部的旧石器时代晚期革命，现代人行为方式的突然爆发，都是由5万年前以后某个遗传突变的频率上升所引发的，而正是由于这个基因能够影响大脑的生物活动，人类才具备了制造新型工具和实施复杂行为的能力。

按照克莱因的理论，这种突变频率的升高可以使人类获得一些起到“赋能”作用的性状，比如使用概念性语言（conceptual language）的能力。克莱因认为，没有这种突变，就没有人类现代意义上的行为。支持他的想法的是其他物种的例子，这些物种基因上的一点点变化就会带来性状上的巨大适应性改变。例如区区5个遗传改变，就可以将墨西哥的野草类蜀黍的细小果穗转变为现在我们在超市里买得到的玉米棒子。[10]

此言一出，克莱因的假说就受到了强烈的批评，特别是受到了来自考古学家萨利·麦克布里雅蒂（Sally McBrearty）和艾莉森·布鲁克斯（Alison Brooks）的反对。他们指出，几乎每一个克莱因所认为的明显的现代人行为特征，在非洲和近东数万年前的考古记录中都是有据可查的，而且都发生在欧亚旧石器时代晚期和非洲石器时代晚期过渡阶段之前。[11]但是，就算是没有任何一项行为特征是新出现的，克莱因的假说还是有可圈可点之处的。在5万年前之后，现代人的行为特征的确是得

到了大大强化，这点毋庸置疑。问题是，这背后是否有任何生物性的变化在起作用？

就在这个群情激昂的年代，大家纷纷致力于利用遗传学的魔力为各种未解之谜寻找简单解释，这时候，一位遗传学家——斯万特·帕博走到了前台。在“线粒体夏娃”刚被发现后不久，他就加入了艾伦·威尔逊的实验室。之后，他还会在古DNA革命所需的各项技术发明上独领风骚，而且还将在尼安德特人的基因组测序工作中大展身手。2002年，帕博及其同事们发现了FOXP2基因中的两个突变，而有可能就是FOXP2这个基因推动了5万年前之后人类各种创造性行为的大爆发。在此前一年，医学遗传学家们发现，如果FOXP2发生了突变，患者会出现一种蹊跷的症状：他们仍保持着正常的认知能力，但就是无法掌握包括大部分语法在内的复杂的语言能力。[12]帕博他们觉察到，自从黑猩猩和鼠类从它们的共同祖先那里演化出来以后，在超过一亿年的演化过程中，FOXP2所控制的蛋白质都几乎没有改变。然而，当人类和黑猩猩从它们的共同祖先那里开始分离、各奔前程的时候，这个基因的演化在人类这一支系上突然提速了，其所控制的蛋白质出现了两个变化。[13]通过后续的工作，他们又发现，用人类的FOXP2基因改造过的老鼠与正常的老鼠相比并无大的不同，唯独就是老鼠们吱吱叫的方式出现了很大的差异，这跟人们关于此基因的突变会影响到发声方式的设想非常吻合。[14]然而，FOXP2的这两个突变跟人类在5万年前之后的演化应该没有关系，因为在尼安德特人的身上，我们也发现了同样的突变。[15]帕博他们穷追不舍，终于发现了第三个突变，这个突变是今天几乎所有的现代人都携带的，它可以控制FOXP2在何时、在什么细胞里被转变为蛋白质。在尼安德特人身上就找不到这个突变。所以，在几十万年前现代人与尼安德特人分离后，也许就是这个突变对之后现代人的演化起到了重要作用。[16]

不管FOXP2本身对现代人是否重要，帕博认为，之所以对古老型人类基因组进行测序，原因之一就是寻找现代人行为的遗传学基础。[17]在2010年到2013年间，他领导了一系列研究，发布了包括尼安德特人在内的古人类全基因组序列。在他的论文中，帕博特别强调了一张包含了基因组中大约10万个位置的临时清单。在这些位置上，几乎所有的当代人都携带着遗传变异，而尼安德特人则没有。[18]这份清单里一定藏着什么生物学上的重要变化，但我们仍然还处在解读“这是什么”的初级阶段。这也反映了一个更加基本的问题：在搞懂“基因组在说些什么”这件事上，我们还只是处于幼儿园水平！尽管我们已经学会了怎样解读一个个单词，也就是我们已经知道了DNA的字母序列如何转化为蛋白质，但

对怎样解析一个个句子，我们还一无所知。

不无遗憾的是，像FOXP2遗传突变这样的例子，我们扳手指头就数得过来：在自然选择的压力下，人类祖先的某些遗传突变频率得以增加，我们只是凑巧对个别突变基因的功能还略知一二。即便是在这些例子中，每一个发现背后都是成年累月、短兵相接的艰苦工作，为了探索遗传突变的生命奥秘，许许多多的研究生、博士后科研工作者都在不辞辛苦地对老鼠或鱼进行着基因改造。这一切都说明，要想搞清楚每一个现代人携带而尼安德特人缺乏的突变，我们需要开展一个曼哈顿工程。完成这个演化生物学领域的曼哈顿工程，是人类作为一个物种义不容辞的责任。但即使这项工程得以开展，我预计其结果将无比晦涩繁杂，毕竟，导致人类如此与众不同，该有多少种遗传变异啊！也许很少有人能够全面、充分地理解这些突变的意义。虽然这个科学问题至关重要，但我估计，如果我们想为现代人的行为寻找一个在理性上简洁优雅、在感性上令人满意的分子层面的解释，也许注定是徒劳无功的。

但是，就算是对基因组中个别位置的研究无法为我们现代人行为方式的演化提供满意的解释，基因组革命也已经给我们带来巨大的惊喜了，因为它引出了一个前所未有的视角——人类历史的视角。通过超越以往局限于线粒体DNA和Y染色体上的有限信息，转而拥抱全基因组中记录的关于我们所有的祖先的故事，我们已经能够绘制出一幅关于人类历程的崭新画卷，在这幅画卷上面，人类演化的足迹历历在目。这本书的主题，就是基于人类迁徙和人群融合两大事件，对人类的历史做出解释。

十万个亚当和夏娃

1987年，当记者罗杰·勒温（Roger　Lewin）将今天所有人的共同母系祖先称为“线粒体夏娃”的时候，他唤起了一个新的创世故事——一位女性的创世故事。这位女性就是我们所有人的母系祖先，她一个人的后代遍布全世界。[19]这个名字激发了大众的想象力，不仅公众喜闻乐见，很多科学家也使用这个称号。但其实这个名字很具误导性，它会造成一种错误的印象，也就是我们所有的DNA都分毫不差地来自两位具体的祖先个体，如果要研究人类的历史，只要追踪由线粒体DNA所代表的纯粹母系，以及Y染色体所代表的纯粹父系就可以了。正是受到这种可能性的鼓舞，美国国家地理学会于2005年启动了“基因地理工

程”（Genographic Project），收集了来自不同人群的近百万线粒体DNA和Y染色体的数据。但是，这个工程甚至在它开始之前就已经过时了。它在很大程度上只有娱乐意义，几乎不会有任何有意思的科学发现。其实，人们已经把线粒体DNA和Y染色体所携带的、与人类历史有关的信息挖掘得差不多了，但是别忘了，全基因组中还隐藏着大量的更加丰富多彩的故事，正等待着我们去挖掘呢！

基因组中包含了许多不同的人类祖先的来龙去脉——事关成千上万的、独立演化的支系，绝不仅仅是Y染色体和线粒体DNA所记载的两个支系。为了理解这一点，人们需要认识到，除了线粒体DNA外，基因组并不是来自某一个祖先的连续序列，而是由多个不同祖先的基因组经过重新组合而形成的。人体细胞内的46条染色体各自携带着独立的DNA长链，它们就像46块瓷砖一样拼接在一起。一个基因组内包括23条染色体，每个人从父母那里各自继承了一个基因组，所以染色体数目总计是46个。

但是，染色体本身也是由更小的单元拼接组成的。举例来说，一位女子的一个卵细胞在卵巢里的发育过程中发生了染色体的拼接重组，将来自父方和母方的染色体副本混合在一起，结果是卵子中染色体的前1/3来自她的父亲，而后2/3来自她的母亲。在女性产生卵子的过程中，平均会出现约45次新的染色体拼接重组，男性产生精子过程中则平均有26次，总计每一代会产生71次。[20]于是，如果我们从每一代人开始回溯的话，一个人的基因组就可以看作是由其祖先们的染色体片段拼接形成的。

这说明，在我们的基因组内有众多祖先留下的遗传成分。每一个人的基因组都来自自己携带的47段DNA，也就是来自母亲和父亲的46条染色体，再加上线粒体DNA。向前倒推一代，这个数字成了从父母那里遗传得到的约118段（47＋71）DNA。倒推两代，就变成了从4个祖父母那里得来的约189段（47＋71＋另一个71）DNA。倒推回去十代，就是约757段从祖先那里来的DNA，而这一代祖先个体的总数是1 024位，这就意味着有好几百个祖先的DNA并没有被继承下来。倒推二十代，祖先个体的数目就要比基因组中留存下来的DNA片段数量多出上千倍了。可以确定的是，任何一个人，都无法从他的绝大多数家谱中的祖先那里继承哪怕是一点点的DNA（见图4）。

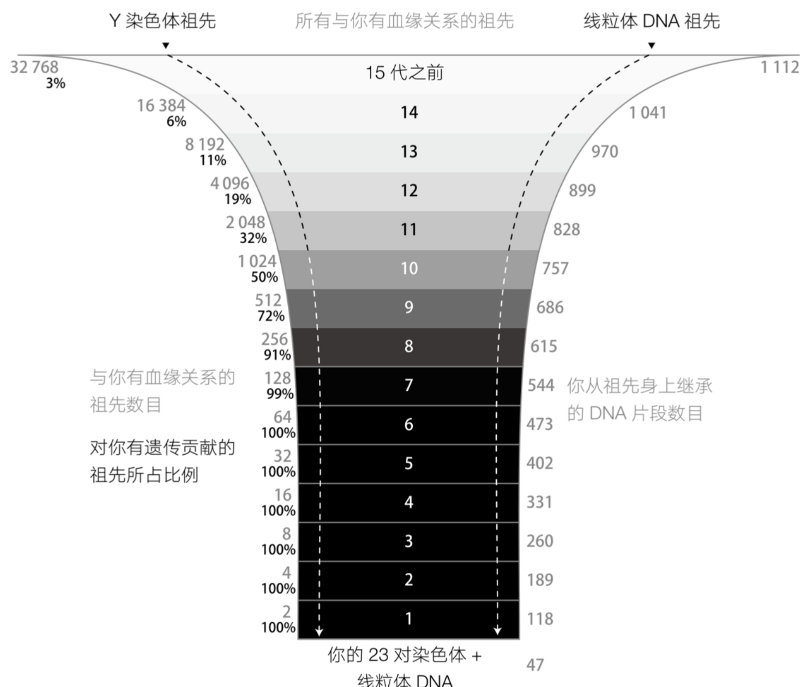


图4　绝大多数祖先没有直接对你的**DNA**做出贡献

每回溯一代人，祖先的数目就加倍。然而，能对你产生遗传贡献的DNA片段在每一代中只增加大约71个。这意味着，如果你追溯到八代或者更多代以上，几乎可以肯定有一些祖先的DNA没有遗传给你。追溯到第十五代，某个祖先能直接对你的DNA做出贡献的比例就微乎其微了。

这样的计算结果表明，如果要给一个人建立家谱的话，从历史记录中得到的结果和从实际基因组传承中得到的结果是不一样的。在《圣经》和王室编年史中，都记录了很多代“谁生了谁”这样的信息，比如诺曼底公爵威廉一世（William of Normandy）在1066年成为英国国王，人们相信他是女王伊丽莎白二世（Queen Elizabeth II）的第二十四辈祖先。[21]但即便家谱是准确的，女王伊丽莎白二世也几乎不可能从他身上继承任何DNA。这并不说伊丽莎白二世没有从她的第二十四辈祖先那里继承DNA，而是说在这一代总计16 777 216个祖先中，只有1 751位对她的DNA产生了贡献。这个比例实在太低了，威廉一世要想成为伊丽莎白二世的遗传学意义上的祖先，那得从成千上万条的DNA传承路径中脱颖而出才行。即便考虑到英国王室较高的近亲结婚比例，这点也是几乎不可能的。

我们回溯的时间越长，一个人的基因组就被分散到越来越多的祖先DNA片段中，涉及的祖先人数也会越来越多。如果追溯到5万年前，我们的基因组将会分散到超过10万个祖先的DNA片段上去，这个数字可比当时任何一个人群的人口都要多。所以，对于那些生活在遥远过去的个体，只要他们的后代数目足够多，我们都可以几乎肯定，现在的每一个人都从他们那里继承了部分DNA。

尽管如此，通过比较基因组序列的方法来获取古代历史信息也有一定的局限性。对于基因组里的每一个位置，只要我们往回追溯的时间足够悠久，那么一定能碰到一个节点，这个节点就是当今所有个体的共同祖先，超过了这个节点我们就无法再获得更久远的信息了。从这个角度来看，基因组中的每个位置上的共同祖先就仿佛是天体物理学中的黑洞，一旦到了这个节点就没有信息可以从中逃逸了。对线粒体DNA而言，这个节点是在16万年前，也就是“线粒体夏娃”生活的时代。而对基因组中剩余的部分，绝大多数的黑洞发生在500万年至100万年前。所以，分析这些部分的信息，可以让我们追溯到比线粒体DNA所能提供的要深远得多的历史。[22]但是如果再要往回看，那就只有漆黑一片了。

在众多的遗传支系中追踪历史、寻幽探微，这种做法威力无穷。从我看来，基因组并不是一个当下之物。我常常抚今思昔，将其看成一幅挂毯，上面的每一丝都代表着某一个遗传谱系，每一缕都记录着人类从古至今、代代相传的DNA。通过条分缕析，我们能追溯到遥远的过去，越来越多的祖先会现身说法，向我们诉说每一代人类群体的规模和组成结构。例如，如果我们说一个非裔美国人拥有80%的西非人血统和20%的欧洲人血统，这等于是在昭告天下，大约在500年前，在欧洲殖民主义所掀起的人口迁移和融合之前，这个人的祖先中，有80%的部分可能住在西非，其余的部分则可能住在欧洲。这样的表述，就像一部电影里的静态帧一样，仿佛是在过去的某个时间点上截了一张图。同样，我们也可以说，10万年前，当今非裔美国人这个支系上的祖先们，绝大多数都住在非洲。

我辽阔广大，我包罗万象

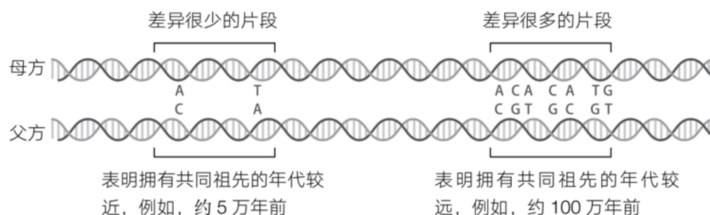
2001年是第一个人类基因组测序完成的年头，也就是说，在这一年，人类基因组中绝大部分的字母都被解读出来了。这些序列的70%来自一个非裔美国人[23]，剩下的则来自其他人。到了2006年，有一些公司

开始销售新的基因测序机器，将解读DNA字母的成本降低到万分之一以下，而且很快又降低到十万分之一以下，这就使得绘制更多的基因组图谱变成了一件经济可行的事情。于是，人们终于可以不再局限于基因组里少数孤立的位置上，例如线粒体DNA，而是直接比较全基因组的信息。这样一来，我们可以重建每一个人基因组里成千上万的遗传路线。科学家们研究人类历史的方式彻底改变了。他们可以收集比以前多上好几个数量级的数据，以此来检验全基因组所反映的历史与从线粒体DNA、Y染色体中挖掘出来的信息是否一致。

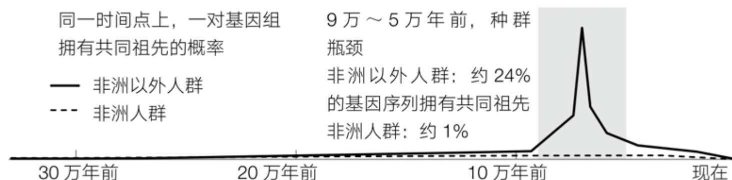
在2011年，李恒和理查德·德宾（Richard Durbin）发表了一篇论文，终于将这种想法从纸上谈兵变成了切实可行的成果。他们表明，从一个人的基因组中的确可以挖掘出众多祖先的信息（见图5）。为了从DNA中解码出一个人群的发展历史，李恒和德宾利用了这样一个事实：任何一个人类个体携带的基因组都不是一个，而是两个，一个来自父亲，一个来自母亲。[24]所以，通过计算一个人的两个基因组之间差异的密度，我们就可以推断这两个基因组在不同位置上的共同祖先所存在的时间。把基因组内成千上万的共同祖先按照他们所存在的时间划分，李恒和德宾就推导出不同时代的祖先人群的大小。在一个规模较小的人群中，两个随机选择的基因组序列来自相同的亲本基因组序列的概率还是挺可观的，只要携带这对基因组序列的两个个体正好有同样的父母就可以了。然而，如果人群规模比较大，那这种概率就微乎其微了。[(16)]所以，只要能找到在什么时间段，基因组很多位置的共同祖先都集中分布在此，那就说明那个时候人类的群体规模较小。

如何确定我们遗传学意义上的共同祖先出现的时间？

❶ 我们每个人都有两个基因组，一个来自母亲，另一个来自父亲。其中有些片段更相似一些。在一个给定的片段上，差异或者说突变越多，这个从父母继承而来的基因拷贝拥有共同祖先的年代就越久。



❷ 任何一对非洲以外人群的基因组中，都有超过 20% 的基因拥有生活在 9 万到 5 万年前的共同祖先。这表明历史上存在过种群瓶颈，也就是当时少量的奠基者个体繁衍出了今天非洲以外的大量后代。



❸ 纵观 1～22 号染色体，所有当代人类的最近共同祖先大多都出现在 500 万到 100 万年前，且均不晚于 32 万年前。

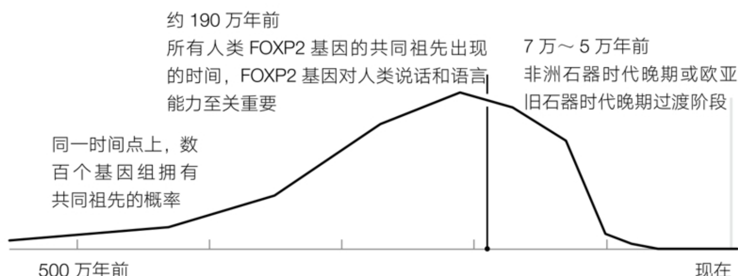


图5　确定人类遗传学共同祖先出现的时间

这不禁让我想起了诗人沃尔特·惠特曼（Walt Whitman），在《我自己的歌》（*Song of Myself*）中，他写道：“我自相矛盾吗？／那好吧，我是自相矛盾的，／（我辽阔广大，我包罗万象）。”[17]惠特曼的诗歌恰到好处地演绎了李恒和德宾的努力，似乎早就告诉了我们小中蕴大的道理：一个人的基因组内能记录众多祖先的历史，一个人身上能承载一个人群的过去。

李恒和德宾的研究还有一个意想不到的发现——在非洲以外人群和非洲人群分离之后，非洲以外人群的规模曾经在较长的一个时期内变得

很小，其证据是在这个长达几万年的时间段内存在着许多共同祖先。[25]这个发现本身并不新鲜，以前人们就知道非洲以外人群历史上发生过一次“人群瓶颈事件”（bottleneck event），也就是历史上人口突然减少的事件，当时的少数个体衍生出今天大量的后代。

但是，在李恒和德宾的研究之前，我们对这一事件的跨度只有一个很模糊的认识，而且之前认为该阶段也就是持续了几代人的时间而已，比如说，一小群人越过撒哈拉大沙漠进入了北非，或者从非洲进入了亚洲。人们原来曾设想，大约5万年前以后，现代人就开始势如破竹地在非洲内外迅猛扩张，而李恒和德宾发现的证据则与此不符，我们祖先的人口规模在很长的一段时间里都很小。现代人的历史也许没有这么简单，并不是一伙占据优势地位的现代人群体到处无往而不利的故事。

“我们是谁”没有简单的答案

在过去的几十年中，技术的飞跃使我们得以重新审视人类生物学，并且更加细致地重建人类历史。借助全基因组之力，那些从线粒体DNA中得到的结论，现在看起来就像是寥寥数笔的简笔画。那些在非洲和欧亚大陆多个考古遗址观察到的现代人行为的大爆发事件，曾被假定为是一两个遗传突变的产物，现在，这种观点已经站不住脚了。

2016年，我和同事们改造了李恒和德宾的方法[26]，并将世界各地的人群和现代人系谱图中最早的一个分支进行了比较。这个分支对现存的一个人群有着很大的遗传贡献：非洲南部桑人采猎者的血统中最大的那部分就来自该分支。从我们[27]以及其他人[28]的研究中都可以看到，桑人和非桑人的分离在大约20万年前开始，并在不晚于10万年前的时候完成。其中的证据在于，将桑人和非桑人区分开来的遗传突变的密度自始至终都很高，暗示着在过去的10万年里桑人和非桑人的共同祖先数目非常少。类似地，我们同样可以证明，来自中非森林的“袖珍人”（Pygmy，俾格米人）群体的血统也非常独特。也就是说，这些独特的人群都是从极其久远的时代就开始与世隔绝了。之前的假说认为，在欧亚旧石器时代晚期和非洲石器时代晚期之前的很短时间内爆发的独特的现代人行为，是由个别的遗传突变导致的。我觉得这个假说与事实是矛盾的。假如在这个时间段内，真有这么一个关键性的遗传突变出现了，那么到了如今，这个遗传突变的频率在某些人群里，也就是在那个突变发生的人群的后代人群里应该非常高，而在其余的人群中应该没有或者占比很

低。但这样一来就很难自圆其说了，毕竟当今所有的现代人都能够掌握概念性语言，也都在按照现代人的方式创新着自己的文化。[(18)]

关于存在着一个启动了现代人行为的“遗传开关”的想法，还有第二个问题。当我们应用李恒和德宾的方法对基因组进行分析的时候，这个问题凸显出来了。我们试图在基因组里找到一些特殊的位置，希望在这些位置上，所有现代人的基因组的共同祖先都生活在欧亚旧石器时代晚期或非洲石器时代晚期之前的那个历史时期。基于以前的研究，FOXP2是最有可能拥有这个“遗传开关”的基因。然而，结果是，对FOXP2基因而言，当今全体人类的共同祖先（也就是说，所有现代人所共享的FOXP2基因都是从这个祖先开始衍生出来的）生活在大约100万年前。[29]

将此分析扩展到全基因组，我们发现，除了线粒体DNA和Y染色体以外，没有任何位置的共同祖先的历史短于32万年。这可比克莱因的假说提到的时间点要早多了。如果克莱因是正确的，那么在除线粒体DNA和Y染色体之外的某个基因组位置上，一定要存在那么一个在过去10万年内的共同祖先。但我们找不到这个位置。

我们的结果并没有完全否定存在单个关键性遗传改变的假说。在基因组中的确有那么一小部分，由于过于复杂，很难着手，所以并没有被包括在我们的研究之中。但是，如果这样的关键基因真的存在的话，那么它几乎是已经无处可藏了。基因组革命所揭示的人类这个物种独自进行遗传演化及人群分化的时间尺度，远比此前人们基于线粒体DNA和其他遗传学数据所得到的结论要长得多。所以，如果我们希望在基因组里找到能够解释现代人为什么与众不同的线索，那么极有可能，我们无法靠一个或者少数几个遗传突变来回答清楚了。

21世纪的技术革命之后，基于全基因组的研究方法开始得到应用，人们很快就清晰地认识到，自然选择是不可能像克莱因所想象的那样，简单地通过少数基因的改变就能够进行的。当第一批全基因组数据发布时，包括我自己在内的许多遗传学家都开发了一些方法，用于搜索基因组内与自然选择有关的遗传突变。[30]实际上，当时我们寻找的是那些“靠近地面的果子”——受到强烈自然选择的那些突变。这样的“果子”有：让成年人能够消化牛奶的突变，使肤色变深或变浅、以适应当地气候的突变，能够遗传且抵抗传染性疟疾的突变等。通过科学家们的齐心协力，我们已经成功地锁定了这些突变。它们的出现频率从低到高的变化非常迅速，导致大量的当代人要么共享一个近期的祖先，要么两个在其他方面很类似的人群在这些突变上的频率差异巨大。总之，这样的事件在基

因组遗传变异的模式上能留下很深的痕迹，将它们检测出来并不是一件太难的事情。

就在人们以为又找到了一座科研大金矿的时候，莫莉·普热沃尔斯基（Molly Przeworski）主导的一项工作给这股热情降了降温。她研究的是自然选择对整个基因组产生影响的几种可能模式。2006年，普热沃尔斯基及其同事们指出，针对当代人类的遗传变异所采取的基因组扫描方法，会错过大多数自然选择起作用的实例，因为现有的统计学方法没有足够的能力去把它们检测出来，这些方法本身对不同类型的自然选择也有着不同的检出能力。[31]2011年，她所领导的一项研究表明，在人类的演化过程中，只有一小部分演化事件才会涉及对新产生的、存在适应性优势的遗传突变有强烈针对性的自然选择。[32]所以，那些容易检测到的强烈自然选择事件，例如使成年人获得消化牛奶的能力的自然选择现象，实际上只是个特例。[33]

如果自然选择的主要作用模式不是针对新出现的单个突变加以选择，并使其频率在人群里迅速增加，那么它又是什么呢？一项关于人类身高的研究给出了重要的提示。2010年，医学遗传学家们对大约18万人的身高信息和基因组进行了分析，找到了180个相互独立的、在相对较矮的人群中更为常见的遗传变化。也就是说，这些遗传变化，或者与它们临近的其他变化会直接降低身高。2012年，第二项研究又表明，在这180个位置，南欧人倾向于携带降低身高的变化，而且这种趋势是如此明显，以至于唯一可能的解释就是自然选择——也许就是这个原因，使得在南欧人和北欧人的支系分离后，北欧人的身高增加了或者南欧人的身高降低了。[34]

2015年，在我的实验室工作的伊恩·马西森（Iain Mathieson）进行了一项古DNA研究，为这个身高的故事又增加了更多的细节。我们收集了从230位古欧洲人的骨头和牙齿上得到的DNA信息并加以分析，发现这些模式的确反映出自然选择在对遗传突变起作用，而这些遗传突变的组合从8 000年前起降低了南欧农民的身高，或者从5 000年前起增加了北欧人祖先（那时他们居住在东欧草原上）的身高。[35]身高变化带来的优势一定是增加了他们生存下来的后代的数目，从而使得这些遗传变异的频率发生了系统性的变化，直到在一个新的平均身高上达到平衡。

继人类身高之后，别的科学家们又记录了其他各种受自然选择影响的人类复杂性状。2016年的一项研究分析了几千名当代英国人的基因组，发现自然选择青睐以下性状：身高更高，头发颜色更淡，眼睛颜色

更蓝，婴儿头部更大，女性臀部更丰满，男性生长陡增期延迟和女性青春发育期延迟。[36]

这些例子表明，只要发挥全基因组的威力，同时检查基因组里数千个独立位置，我们就有可能突破莫莉·普热沃尔斯基所定义的障碍——“普热沃尔斯基上限”（Przeworski's Limit）[(19)]。而且，我们当下还有一个独特的优势，我们已经知道了基因组内大量的会导致相似生物性状的遗传变异。这些信息来自“全基因组关联分析”（genome-wide association studies, GWAS）。自2005年以来，这类研究已经收集了超过100万人的各种性状的数据，从而发现了1万多个遗传突变，这些突变都跟某一种性状（例如身高）明显相关，它们在拥有这种性状的人群里频率明显增加。[37]GWAS在帮助我们了解人类健康和疾病这个方面所起到的作用一直饱受争议，原因是这些筛选出来的特定突变实际上只有很小的影响，很难真正用来预测谁会得病、谁不会得病。[38]然而，GWAS所带来的另一方面的价值往往被忽视了——它为研究人类的演化历史提供了强有力的资源。通过利用GWAS检测这些突变的频率变化方向是否一致，我们可以获得特定生物学性状受到自然选择的证据。

随着GWAS研究的不断推进，有一些项目开始去寻找与人类的认知和行为特征相关的遗传变异。[39]这些类型的研究，正如此前对身高的研究，使我们有可能去探索，在我们祖先身上出现的各种现代人行为，到底是不是由自然选择所驱动的。这也给了我们新的希望，我们或许真有可能通过遗传学研究来解答一直困扰着克莱因的谜题——到底是什么推动了欧亚旧石器时代晚期和非洲石器时代晚期的人类行为大转折。

但是，即便自然选择同时对基因组多个位置上的突变产生作用，使得这些遗传变异真的能够带来新的认知能力，这种情况还是和克莱因所设想的一个或者少数几个“遗传开关”天差地别。在这种情况下，遗传变异并不是现代人行为突然产生的原动力，而只是对外部施加的非遗传压力做出反应。同时，一个人群如果对环境无法适应，不会是因为没有人携带足以产生新的生物学能力的遗传突变。相反，人类行为大跃进，以及在欧亚旧石器时代晚期或非洲石器时代晚期出现的各种能力所需的“遗传配方”，其实并不是那么神秘。那些能够促进现代人行为产生的各种突变其实早就已经存在了，为了适应概念性语言的发展或者其他环境条件的变化，在自然选择的作用下，这些突变的不同组合可以一起增加频率。这不仅诱发了新行为的诞生，而且还可以进一步促进人类生活方式和创新活动的改变，从而形成了一个自我强化的循环。因此，虽然突变

的频率增加的确很重要，但是根据我们现在对自然选择的实质的认识，以及对众多生物学性状的遗传基础的了解，我们还是会得到这样一个结论：遗传突变的首次出现，基本上不可能引发巨大变化。假如我们一定要在非洲石器时代晚期和欧亚旧石器时代晚期过渡阶段之前突然出现的少数突变中去寻找“我们是谁”的答案，那么我们注定是要无功而返的。

率先以基因组来研究人类演化的科学家是分子生物学家。这也许是因为他们的专业背景，以及他们在使用还原论的方法解决诸如遗传密码之类的生命奥秘问题上已经是驾轻就熟了。分子生物学家们希望遗传学能够帮助我们理解人类和其他动物的不同之处。考古学家们和普罗大众对此也是兴趣盎然。但是，这项重要的研究工作仍然只是处于起步阶段，因为答案并不会简单。

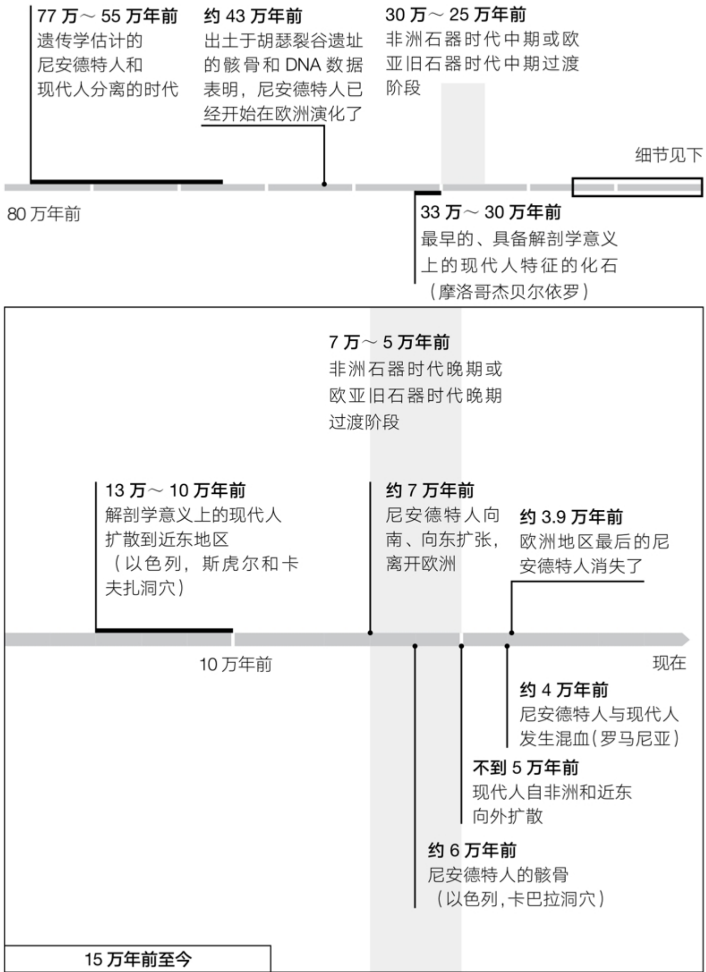
有意思的是，基因组革命迄今为止取得的巨大成就是帮助我们了解人类迁徙的历史，而不是发生在分子生物学家一开始追求的领域——解释人类独特性状的遗传学基础。在过去的几年里，基因组革命，而且是经过古DNA“涡轮增压”的基因组革命，已经向我们展示了各个人群是如何以一种前所未料的方式联系在一起的。各种故事还在层出不穷地涌现出来，而这些故事与我们在孩提时代所学到的、从民间传说中所听到的，都完全不一样，其中充满了种种令人啧啧称奇之处：不同人群之间的大融合，大范围的人群替代和扩张，史前时期的人群划分与今天大不一样。人类大家庭如何开枝散叶，又如何脉脉相通，都将在这些前所未闻、意料之外的故事中一一铺陈开来。

02

尼安德特人

第一部分

尼安德特人的历史



77 万～ 55 万年前
遗传学估计的
尼安德特人和
现代人分离的时代
约 43 万年前
出土于胡瑟裂谷遗址
的骸骨和 DNA 数据
表明，尼安德特人已
经开始在欧洲演化了
30 万～ 25 万年前
非洲石器时代中期或欧
亚旧石器时代中期过渡
阶段
细节见下
80 万年前
33 万～ 30 万年前
最早的、具备解剖学意义
上的现代人特征的化石
（摩洛哥杰贝尔依罗）
7 万～ 5 万年前
非洲石器时代晚期或
欧亚旧石器时代晚期
过渡阶段
13 万～ 10 万年前
解剖学意义上的现代人
扩散到近东地区
（以色列，斯虎尔和卡
夫扎洞穴）
约 7 万年前
尼安德特人向
南、向东扩张，
离开欧洲
约 3.9 万年前
欧洲地区最后的尼
安德特人消失了
10 万年前
现在
约 4 万年前
尼安德特人与现代人
发生混血（罗马尼亚）
不到 5 万年前
现代人自非洲和近东
向外扩散
约 6 万年前
尼安德特人的骸骨
（以色列，卡巴拉洞穴）
15 万年前至今

不期而遇

今天，所有的人类个体都只属于一个特定的亚种——现代人。在这个星球上，我们是孤独的。我们曾经战胜，甚至是消灭了其他的人类亚种。现代人扩张的时间基本上不早于5万年前，从那时起，现代人就开始席卷欧亚大陆，同时，在非洲大陆上也出现了人类大规模的流动。时至今日，现存的、跟我们血缘关系最近的亲戚是非洲猿类：黑猩猩、倭黑猩猩和大猩猩。然而它们都还不能制作复杂工具或者使用概念性语言。但是，一直到大约4万年前，世界上还生活着多种古老型人类的群体，生理上他们与我们相差甚大，但已经能够直立行走，也具备了很多现代人的能力。这些古老型人类和我们到底有什么关系？要回答这个问题，考古学记录已经是江郎才尽，而DNA记录正好能够大展身手。

在尼安德特人身上，这个问题显得更加急迫一些。大约4万年前以后，欧洲被一群大个头统治着，他们的脑容量比现代人的平均水平还稍微大一些。1856年，一群矿工在德国尼安德山谷（Neander Valley）的一个石灰石采石场发现了他们的化石，尼安德特人（Neanderthal，德语中“Thal”或“Tal”的意思就是“山谷”）也从此得名。多年来，围绕着尼安德特人发生了无休无止的争论：这些残骸，到底是来自一个发育畸形的现代人，一位现代人的祖先，还是属于一支早已远离现代人的支系？实际上，尼安德特人是第一种被科学认可的古老型人类。在1871年出版的《人类的由来》（*The Descent of Man*）一书中，达尔文认为，人类和其他动物一样，都是演化的产物。[1]尽管达尔文自己没有意识到他们的重要性，但最终，尼安德特人还是被承认是一个与现代人关系更密切，而不是与现存的猿类血缘更近的人类亚种。这有力地支持了达尔文关于过去一定存在着这样的种群的理论。(20)

在接下来的一个半世纪里，人们发现了越来越多的尼安德特人骸骨。研究表明，尼安德特人是在欧洲由更古老的人类演化而来的。在大众的观念中，他们还得到了一个野蛮、残忍的名声，但实际上，他们与我们的差异并没有那么大。这个原始人的名声，很大程度上来自1911年对法国圣沙拜尔（La Chapelle-aux-Saints）出土的尼安德特人骸骨所进行的一次漫不经心的重建工作。(21)但是，从我们所有的证据来看，在大约10万年前，尼安德特人的行为其实和我们的直接祖先一样复杂，而这些祖先已经是解剖学意义上的现代人了。

不管是尼安德特人，还是解剖学意义上的现代人，都使用一种被称之为“勒瓦娄哇”（Levallois）的技法来打造石器。这种技法需要相当高的认知技巧和肢体灵活性，跟在约5万年前以后欧亚旧石器时代晚期和非洲石器时代晚期中涌现出来的工具制造技术不相上下。使用这种技法时，先要精心打理石核，再将石片敲下来，最后得到的工具跟原先的石核相比已经焕然一新，所以工匠们必须事先在脑海中构想好成品的形状，然后严格地执行每一个复杂的步骤，才能把工具制造出来。

还有一些其他可以证明尼安德特人拥有复杂认知能力的证据，例如他们对病人和老人有意识的照顾。从伊拉克的沙尼达尔洞穴（Shanidar Cave）挖掘出来的9具骸骨有着刻意墓葬的痕迹，而且其中一具属于一位半盲、手臂萎缩的老人，这说明他在生前应该受到了朋友和家人的精心照顾，否则他不可能一直存活下来。[2]尼安德特人也具备了某种符号表达的能力。例如，在克罗地亚的克拉皮纳洞穴（Krapina Cave）中，人们发现了用鹰爪制成的饰品，而这些饰品可以追溯到13万年前。[3]还有，在法国的布吕尼屈厄洞穴（Bruniquel Cave）深处所发现的石圈建筑，更是可以追溯到18万年前。[4]

尽管有如此多的相似性，尼安德特人和现代人之间还是有着很大差别的。一篇写于20世纪50年代的文章称，把一个尼安德特人扔到纽约地铁上也没人会注意。“只要给他洗澡、刮胡子，再穿上现代人的衣服就行了！”[5]但实际上，尼安德特人突出的前额、浑身的肌肉还是会出卖他的。他们与当代人的差异，可比当代人之间的区别要明显得多。

尼安德特人和现代人邂逅的场景也让许多小说家浮想联翩。诺贝尔文学奖获得者威廉·戈尔丁（William Golding）于1955年发表了《继承人》（*The Inheritors*），其中就描述了一群尼安德特人被现代人所杀，后者又抚养了尼安德特人遗孤的故事。[6]美国作家琼·奥尔（Jean Auel）1980年发表的《爱拉与洞熊族》（*The Clan of the Cave Bear*），则讲述了一个现代女孩被尼安德特人抚养长大的故事。这本书的奇妙之处在于，将两个同样复杂的人类种群之间的密切关系以一种戏剧化的方式体现出来，彼此之间那种既相似、又陌生的关系一览无余。[7]

有很多科学证据证明现代人和尼安德特人曾经相遇过。最直接的证据来自西欧，那里的尼安德特人在大概39 000年前就消失了。[8]现代人到达西欧应该至少是在此前几千年发生的事情，意大利南部富马内洞穴（Fumane Cave）内的发现可以证明这一点，在那里，约44 000年前，具备尼安德特人特征的工具已经让位给了典型的现代人使用的工具。在

欧洲西南部，人们在一批尼安德特人的骸骨中发现了具备现代人特征的工具，考古学家们称其具有查特佩戎风格（Châtelperronian），而这些工具可以追溯到44 000年到39 000年前。有些人认为，尼安德特人是在模仿现代人的工具制作工艺，或者是两拨人在互相交换工具或原材料。还有一些考古学家持不同意见。总之，人们至今还在为这些查特佩戎风格的人造物到底出自谁手而争论不休。[9]

我们几乎可以肯定，除了欧洲，尼安德特人和现代人在近东地区也相遇过。如图6所示，大约7万年前以后，一支强大的尼安德特人从欧洲出发，一路所向披靡冲到了中亚的阿尔泰山脉区域，并从那里进入了近东地区。而当时的近东地区都是现代人的地盘，从以色列迦密山的斯虎尔洞穴（Skhul Cave）、以色列下加利利地区的卡夫扎洞穴（Qafzeh Cave）挖掘出来的13万年到10万年前的现代人遗骸就证明了这一点。[10]后来，尼安德特人进入了近东地区，并在迦密山的卡巴拉洞穴（Kebara Cave）中留下了他们的痕迹：一具60 000年到48 000年前的骸骨。[11]

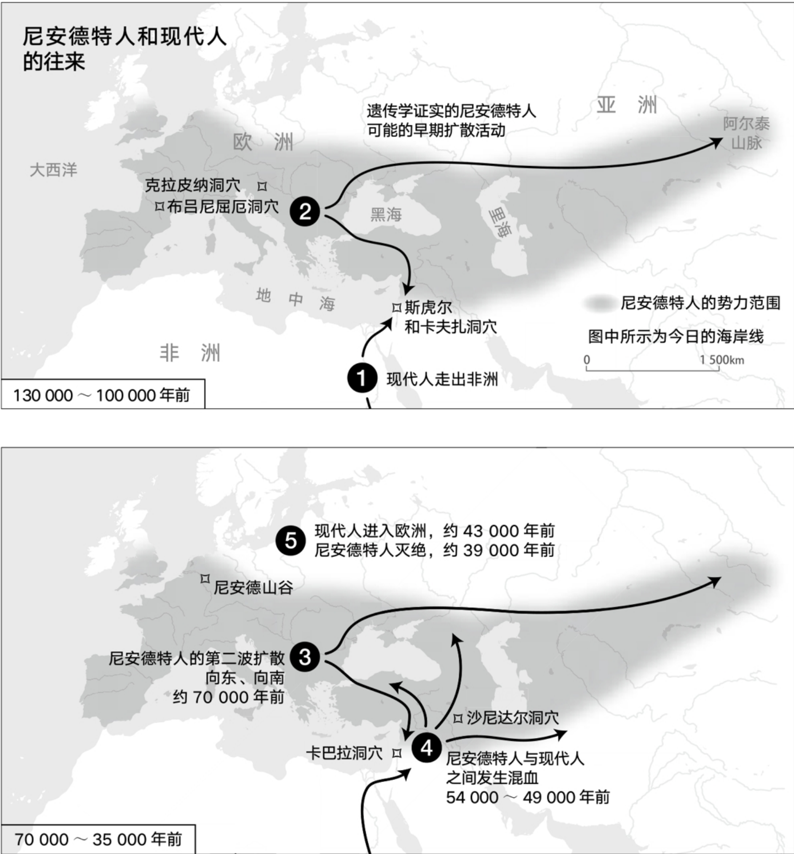


图6　尼安德特人和现代人的往来

大约从40万年前起，尼安德特人就一直统治着欧亚西部，统治范围向东一直延伸到阿尔泰山脉。在至少12万年前，现代人就曾涌入过尼安德特人的势力范围，但尼安德特人顶住了。然后，从6万年前起，现代人开始第二次从非洲进入欧亚大陆。这一次，没过多久，尼安德特人就销声匿迹了。

我们别以为现代人每次都把尼安德特人打得落花流水，其实一开始是尼安德特人气势汹汹地走出欧洲，而现代人节节败退。然而，到了6万年前以后的某段时期，现代人开始在近东地区大行其道。这次轮到尼安德特人时运不济了，他们不仅在近东地区而且最终在欧亚大陆的所有地方都绝迹了。因此，在近东地区至少有两次尼安德特人和现代人的正面交锋：第一次是在大约10万年前或者更早，早期现代人首次聚集于此并形成了一个种群，与扩张至此的尼安德特人撞了个正着。第二次是在6万年到5万年前之间的某个时间里，现代人卷土重来，终于将尼安德特人驱逐殆尽。

那么，这两个种群之间是否存在混血呢？尼安德特人是否是某些当代人类个体的直接祖先呢？固然，从骸骨上可以找到一些混血的证据。埃里克·特林考斯（Erik Trinkaus）从罗马尼亚的骨头洞穴（Oase Cave）中鉴定出了若干他认为是介于现代人和尼安德特人之间的骸骨。[12]然而有时候，骨骼特征相同，只能反映他们遇到的外部环境压力相同，并不一定意味着两者拥有共同祖先。这也就是为什么考古记录和骨骼记录都不能百分百地确定尼安德特人和我们的关系。于是，基因组研究又要大放异彩了。

尼安德特人的DNA

早期研究古DNA的科学家们几乎都将注意力放在了线粒体DNA上，这有两个原因。首先，每个细胞中都有大约1 000个线粒体DNA的副本，而基因组其余部分大多只有两个副本，所以，提取线粒体DNA的成功率更高。其次，线粒体DNA的信息密度高：对于给定数量的DNA字母，与基因组内的大多数其他位置相比，线粒体DNA的差异性更大。只要DNA字母能被正确地解析出来，那么与其他位置相比，通过线粒体DNA对遗传学上的分离时间进行测量的精度就能更高。通过线粒体DNA数据，人们确定了尼安德特人和现代人共同母系祖先的时间，这一时间比原来预想的要早[13]——目前最好的估计是47万到36万年前[14]。线粒体DNA分析也证实了尼安德特人非常独特。他们的DNA类型远远落在当代人类基因的变异范围之外，而尼安德特人和我们的共同祖先所生活的时

代，比“线粒体夏娃”要久远好几倍。[15]

尼安德特人的线粒体DNA是无法证实他们与现代人相遇的时候是否发生了混血的，但同时也无法排除他们对当今非洲以外人群贡献了高达25%[(22)]的血缘的可能性。[16]谈到这点，我们之所以无法仅依靠线粒体DNA下断言，背后是有原因的。毕竟当时只有一个或者几个女子能够有幸将其线粒体DNA一直传承到现在，就算是当今非洲以外现代人的确携带着足够多的尼安德特人血统，如果当时的那几个女子都属于现代人，那么今天我们看到的线粒体模式也是说得通的。[(23)]所以，仅依靠线粒体DNA数据是无法下确定性的结论的，然而科学界的正统观点还是认为尼安德特人和现代人从未发生过混血。这种正统观点一直占据主导地位，直到斯万特·帕博的团队从尼安德特人身上提取到了全基因组DNA。有了全基因组的数据，我们终于可以研究尼安德特人全部祖先的历史了，而不仅仅是少数母系祖先的过去。

在尼安德特人的线粒体DNA序列被解读后的十年里，古DNA技术在效率上取得了巨大提升，使得我们对尼安德特人的全基因组测序成为可能。

2010年以前，古DNA研究的主要手段是一种被称为聚合酶链反应（polymerase chain reaction, PCR）的技术。这个技术需要先选择一段DNA作为目标，然后合成大约20个字母长的DNA片段，使之与目标片段两侧的基因组序列相匹配。通过这些片段可以挑出基因组特定的目标部分，再通过酶的作用对目标部分大量复制。结果就是样品中的一小段目标DNA片段被提取出来，并通过复制形成了大量的相同目标序列。这种方法抛弃了大多数DNA（非目标部分），但无论如何，它提取出了一些我们感兴趣的DNA。

新方法则完全不同，它所依赖的是对样品中的全部DNA进行测序，而不管其来自基因组的哪个部分，也不用根据目标序列预先选择DNA。它充分利用了新测序设备的强大能力——从2006年到2010年间，此项能力至少将测序的成本降低至万分之一。之后，再利用计算机对数据进行处理，将一个基因组的大部分拼接出来，或者从中挑出一个感兴趣的基因。

帕博的团队克服了多项困难才将此项技术付诸实用。首先，他们需要找到一根可以提取出足够多DNA的骨头。人类学家经常与化石打交道，所谓化石，也就是完全矿化的骨头。但是，从真正的化石中是得不到任何DNA的。因此，帕博寻找的是没有完全矿化仍保留着有机物质的

骨头，只有这样的骨头中才有可能保存着完好的DNA片段。其次，假设他们可以找到保存着完好DNA的“完美样本”，他们还要解决微生物DNA对样本的污染问题。一个个体死亡后，侵入骨骼的细菌、真菌等都可以造成这种污染。实际上在古样本中的大部分DNA都来自于此。最后，他们还要考虑研究人员，也就是考古学家或者分子生物学家们本身带来污染的可能性，这些研究人员在处理样品和化学试剂的过程中，都有可能在这些物品上留下自己的DNA。

污染是研究古人类DNA的大敌。污染带来的基因序列会误导分析人员，因为处理骨头的现代人个体和被测序的个体之间即便亲缘关系极其遥远，也是相关的。要知道，在一个保存完好的样本中，尼安德特人的古DNA片段一般也就是40个字母长，而现代人和尼安德特人之间的差异是大约600个字母中有1个不同，所以有时的确无法判断一段特定的DNA片段到底是来自骨头还是来自操作人员。污染，屡次让研究人员头疼不已。例如，2006年，在全基因测序开始前，帕博的团队先做了个试验，尝试着对尼安德特人的约100万个DNA字母进行了测序。[17]结果发现，序列中有很高的比例其实是来自现代人的污染物，严重影响了研究人员对数据的正确解读。[18]

为了将污染对古DNA分析的影响降至最低，研究人员自2006年开始就采取了很多现代化的措施，而且这些措施越来越精细，包括一系列强制性预防措施。帕博和他的团队在2010年成功地测序了一个未受污染的尼安德特人基因组。在这次测序中，他们借鉴了微芯片制造中使用的洁净空间工艺，建立了“洁净室”，并将每一块筛选出来的骨头都放入其中。房间顶部的紫外线灯和外科手术室中使用的是同一类型，只要房间内没人，灯就会打开，将污染的DNA转化为无法测序的形式。紫外线同时也会破坏样本外部的古DNA，但研究人员可以在样本上钻孔，以此来获取未被破坏的DNA。任何微小的灰尘，也就是任何超过一根头发宽度的千分之一的东西，都可能含有DNA，所以空气也都是被严格过滤的。同时，房间内经过加压后，空气只能从内向外流动，这样一来，实验室外的DNA就不会飘逸进来污染样本了。

整套设施中有3个独立的房间。在第一个房间中，研究人员要穿上连身的工作服，戴上手套和面罩。进入第二个房间后，他们将用于取样的骨头放置到一个容器内，并将其暴露于高能紫外线辐射之下。同样，这么做的目的是将污染DNA转化为无法测序的形式。然后，研究人员使用无菌的牙科钻头在骨头上穿孔，将产生的数十或数百毫克的粉末收集

起来，放在经紫外线照射过的铝箔上，最后再将这些粉末倾倒入紫外线照射过的试管里。在第三个房间中，他们将粉末投入化学溶液内以去除矿物质和蛋白质，然后再将溶液通过纯二氧化硅砂砾，这些砂砾在合适的条件下会把DNA留下来，而让其他杂物通过。这些杂物如果不去除的话，会对测序所需要的化学反应产生毒害作用。

至此，研究人员就可以将得到的DNA片段转化为可以测序的形式了。首先，他们利用化学方法，将在地下埋藏了数万年、已经降解的DNA片段上破裂的两端去除。为了进一步去除污染影响，帕博和他的团队在DNA片段的两端附加上了一个人工合成的字母序列，也就是一个化学“条形码”。那么，在打上化学条形码后，任何进入实验过程的污染序列，都可以与古样本的DNA区分开来。最后一步，则是将分子适配器附着在DNA片段的任一端，然后就可以在某一台新仪器里进行测序了。就是这种新仪器，使得测序工作的成本降至以前的几万分之一。

保存最完好的尼安德特人样本出自克罗地亚高原地区的凡迪亚洞穴（Vindija Cave），这是3块有着近4万年历史的上肢和下肢骨骼。经测序后，帕博的团队发现，他们所获得的绝大部分DNA片段都来自已经定植在骨骼上的细菌和真菌。不过，在将数百万个DNA片段与当代人类及黑猩猩的基因组序列（作为参考基因组）进行比较之后，他们终于挖出了“金子”。这些参考基因组就像是拼图游戏盒上的图片，可以帮助他们将DNA的微小片段对齐。最终人们发现，这些骨骼中含有约4%的古老型人类的DNA。

在2007年，帕博意识到我们已经能够对尼安德特人的几乎整个基因组进行测序了，于是他组建了一个由专家组成的国际团队，希望分析的专家能够充分地利用这难得的数据。我，以及我的首席合作伙伴——应用数学家尼克·帕特森（Nick Patterson），就是在这个时候参与进来的。帕博之所以邀请我们参与，是因为在过去的5年里，我们已经成为研究人类群体融合的革新者。我曾多次前往德国，在证实尼安德特人和部分现代人之间存在混血现象的过程中，发挥了重要作用。

尼安德特人和非洲以外人群的密切关系

不幸的是，我们所分析的尼安德特人基因组序列充满了错误。之所以这么说，是因为单纯从数据的角度来看，在尼安德特人和现代人从两者的共同祖先分离后，尼安德特人支系上发生的突变居然是现代人支系

的好几倍！大部分尼安德特人支系上的突变一定是假的。遗传突变发生的速率基本是恒定的，而尼安德特人的骸骨历史这么久远，比起当代人，他们离共同祖先的时间更近，所以他们积累的突变数目应该更少才对。根据这种“突变”过度发生的程度，我们估计在尼安德特人的基因组序列上，每200个DNA字母中就有一个错误，也就是错误率高达0.5%。这个差异看起来似乎很小，但它仍然比尼安德特人和当代人基因组之间真正的差异密度要高多了，所以，大多数我们所发现的遗传差异是由测量过程的误差所导致的，而不是真实情况。为了解决这个问题，我们将研究限制在那些已知在当代人类个体之间存在着差异的基因组位置上，而在这些位置上，0.5%的错误率并不会对分析结果产生干扰。正是在这些位置上，我们设计了一套数学检验方法，并借此测量尼安德特人到底跟哪些当代人的血缘关系更近一些。

我们开发的这种检验方法现在被称为“四群体检验”（Four Population Test），而且已经被广泛地应用到了不同群体的比较工作中（见图7）。该测试以4个基因组同一位置上的DNA字母作为输入：例如，两个现代人的基因组、尼安德特人的基因组、黑猩猩的基因组。在某些位置上，如果存在着一个突变，它既能将两个现代人的基因组区分开来，又存在于尼安德特人的基因组上，那么这种突变一定是在尼安德特人和现代人最终分离之前产生的。我们开发的测试方法会去检查尼安德特人与这两个现代人的匹配率是否不同。如果这两个现代人是同一个共同祖先种群的后裔，而且这个共同祖先与尼安德特人的祖先早已分离，那么这个突变就没有理由只在其中的一个现代人身上传承下来，于是，尼安德特人分别跟两个现代人的基因组之间的匹配率也应该是一样的。相反，如果尼安德特人只跟其中一个现代人的祖先发生过混血，那么，这个现代人就应该与尼安德特人共享更多的突变。

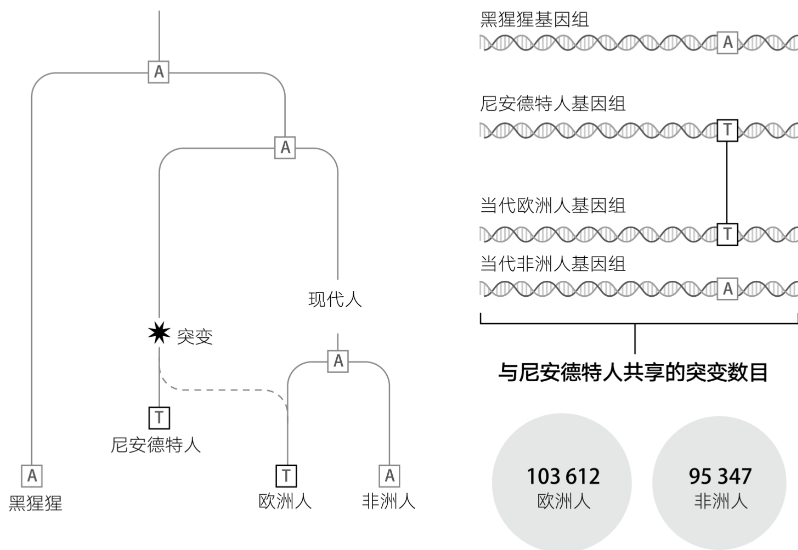


图7　四群体检验

我们可以通过“四群体检验”来测试两个群体与其共同祖先的关系。例如，与黑猩猩相比，尼安德特人的祖先曾发生一个突变，即上图中字母T。而尼安德特人与欧洲人所共享的突变数目，比与非洲人所共享的突变数目要多9%。这说明在历史上，尼安德特人曾与欧洲人的祖先发生过混血。

在我们检验了多个当代人类群体后，我们发现，尼安德特人与欧洲人、东亚人和新几内亚人的血缘亲疏程度都差不多，但与所有非洲以外人群的血缘关系都比所有撒哈拉以南非洲人要更亲近些，后者包括相差很大的西非人、非洲南部的桑人采猎者等。差异并不大，但这种差异只是一种偶然事件的概率比$1/10^{15}$还要低。这就是数据告诉我们的结论。假如尼安德特人曾经与非洲以外人群的祖先发生过混血，而与非洲人的祖先没有产生过什么瓜葛，那么这种结论也就在预期之中了。

从将信将疑到确信无疑

当时我们对此结论持着怀疑的态度。原因很简单，这跟当时科学界的共识相抵触，而这种共识对我们团队中的很多人来说，早已成了根深蒂固的理念。早在1987年，帕博在实验室里开展博士后工作时，就发现在人类线粒体DNA系谱图上最深的分支都来自非洲，这有力地支持了现代人的非洲起源说。1997年，帕博的另一项研究表明，尼安德特人的线粒体DNA远远超出了所有现代人的差异范围，这再次加强了现代人全部

起源于非洲的证据。[19]

我在一开始加入尼安德特人基因组项目时，也是强烈反对尼安德特人与现代人混血的可能性的。我的博士生导师是大卫·戈尔茨坦，而他的导师是卡瓦利－斯福扎，卡瓦利－斯福扎曾构建过一个以完全的“走出非洲”为核心的人类演化模型，所以我对这个模型深信不疑。我所了解的遗传学数据都和“走出非洲”模型吻合得天衣无缝，所以在我看来，最严格的“走出非洲”假说，也就是那个不给尼安德特人和现代人的混血留下任何一点位置的版本，才是一个好的选择。

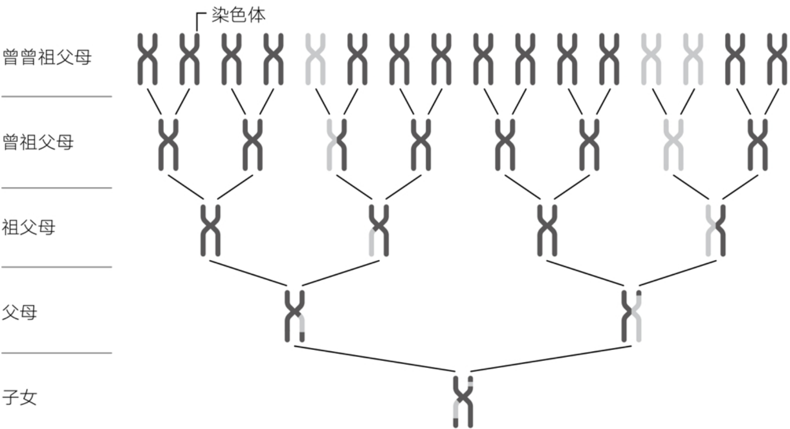
正因为这个背景，我们对所发现的尼安德特人与现代人混血的证据深表怀疑，因此我们采用了一系列异常严格的测试，来找出这些证据中的问题。我们怀疑结果可能依赖于采用的基因测序技术，但我们从两种完全不同的技术所得到的答案是完全一致的。我们又认为这也许是古DNA测序中的高错误率所造成的假象，特别是我们已经知道某些特定的DNA字母更容易受到影响。然而，无论我们分析的是什么突变类型，结果都一样。我们又怀疑尼安德特人的样本是不是被当代人给污染了。尽管帕博的团队已经在实验室里采取了相应的措施，尽管我们已经对数据进行了检验以测量现代人DNA污染的程度，而且检验结果表明就算污染存在的话，也是非常小的，根本不可能导致我们所观察到的结果，我们依然无法放心、依然怀疑这可能是当代人DNA污染的结果。但是，即便真的存在当代人的污染，结果也不应该是现在这个样子。如果有污染的话，那么它更可能来自欧洲人，因为几乎所有尼安德特人的骨头都是由欧洲人挖掘、处理的。但是，我们所看到的尼安德特人的基因组序列与欧洲人、东亚人、新几内亚人的接近程度都差不多——这可是3种截然不同的人群。

半信半疑的我们继续寻找是否还有什么没想到的因素可以解释我们的发现。2009年6月，我参加了一场在密歇根大学举办的会议，在那里我碰到了拉斯马斯·尼尔森（Rasmus Nielsen），他一直在对来自世界各地不同人群的基因组进行全面的研究。在基因组的大多数区域，非洲人的遗传多样性都比非洲以外的人群高，而且在人类系谱图中最早分化出来的支系都在非洲，这些模式就跟从线粒体DNA上看到的是一样的。但是，尼尔森也发现了，在基因组上的少数几个位置上，非洲以外人群的遗传多样性比非洲人要更高，这是因为在这些位置上有一些只存在于非洲以外人群中的序列。这些序列很可能就是来自与非洲以外人群发生过混血的古老型人类。后来，尼尔森与我们一起合作，将他与同事发现的

12个特定的基因组区域与我们的尼安德特人基因组数据进行比较。他发现，其中有10个与尼安德特人的基因组序列高度相似。这么高的比例绝不是偶然事件，说明尼尔森所找到的高度分化的DNA序列基本上就是源自尼安德特人。

接下来，我们要知道与尼安德特人有关的遗传物质是在什么时候进入非洲以外人群的。为了达到这个目的，我们需要利用染色体自然存在的重组过程（见图8）。重组过程是指，在人类的精子或卵子的产生过程中，两个亲本DNA发生较大片段的交换，从而产生了新的拼接而成的染色体，并将其遗传到下一代。例如，假设一位女子是尼安德特人母亲和现代人父亲的第一代后代，那么在她的体细胞里，每一对染色体都包含一条完整的尼安德特人染色体和一条完整的现代人染色体。但是，因为卵细胞生成过程中存在着重组，她的卵细胞内则包含有23条混合染色体，卵细胞里的每一条染色体都有可能是前半段来自尼安德特人母亲，后半段来自现代人父亲。假设她与现代人再次混血，而且这种混血一代一代持续发生下去，在这个过程中，重组会像食物处理机里的旋转刀片一样，在每一代人的体内随机地切割着亲本DNA，多代以后，尼安德特人的DNA就会被切割成了越来越小的片段。通过测量当代人身上与尼安德特人有关的DNA片段的典型长度，我们就可以得知，从尼安德特人的DNA进入现代人的祖先体内起，时间已经流逝了多少代。（至于该典型长度，可以从当代人基因组中，与撒哈拉以南非洲人相比，更接近尼安德特人的序列长度得出。）

代际染色体重组



重组 DNA 片段的长度为确定混血发生的时间提供了一个“时钟”

12 号染色体上的尼安德特人 DNA

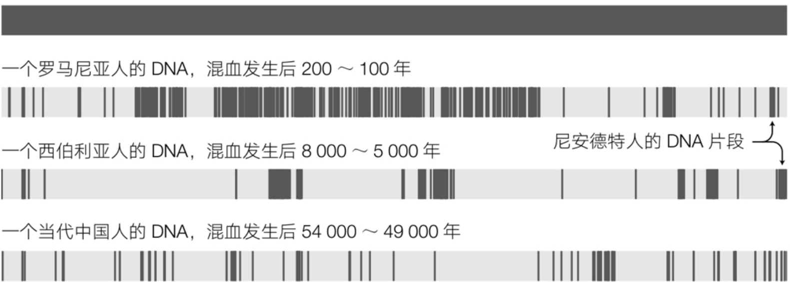


图8　利用染色体重组判断混血发生时间

当一个人产生精子或卵子的时候，他或她所携带的23对染色体中，每一对都只能向后代遗传其中的一条。而这条染色体本身也是从其父母那里继承来的染色体的拼接版本。这意味着，混血次数越多，现代人基因组上源自尼安德特人的DNA片段的长度就越短。图中是12号染色体的实际数据。

采用这种方法，我们发现在86 000年到37 000年前，至少有部分尼安德特人的遗传物质流入了当今非洲以外人群身上。[20]此后，通过对一具来自西伯利亚的现代人进行的古DNA分析，我们进一步修正了这个时间段。放射性碳定年法(24)表明这个现代人生活在45 000年前，而在他体内存在的、源自尼安德特人的DNA片段，比在当代人类身上发现的、源自尼安德特人的片段平均要长7倍，说明这个西伯利亚人生存的年代距离混血发生的时间要近得多，从而把混血发生的时间段精确定位到54 000年到49 000年前。[21]

但一直到2012年，我们还是无法证明这种混血指向的就是尼安德特

人。其中最严厉的质疑声来自格雷厄姆·库普（Graham Coop），他不是不相信我们检测出了现代人和古老型人类之间的混血，而是指出，这种混血也许不是发生在尼安德特人身上。[22]相反，也许存在某种未知的古老型人类，而且他们恰巧是尼安德特人的远亲。

一年之后，我们终于有办法可以将库普提出的这种可能性排除在外了。帕博的实验室从南西伯利亚的一段足趾骨头上，提取出了高质量的尼安德特人基因组序列，年代是至少5万年前（如果一份样本的年代久于5万年，放射性碳定年法只能提供一个最近年代，所以其实际历史很可能比5万年要久远很多）。[23]在这个基因组序列上，我们可以收集到比克罗地亚尼安德特人多将近40倍的数据。只要有足够的数据量，我们就可以对序列进行交叉检验并修正错误。最终得到的序列错误率比大多数从当代人身上得到的基因组序列都要低。如此高的质量使得我们更有条件基于突变的数目来判定尼安德特人与现代人的亲缘关系。我们发现，西伯利亚尼安德特人在过去的50万年内，与如今的撒哈拉以南非洲人之间几乎找不到任何共同祖先，然而，与非洲以外人群之间则能找到在过去大概10万年内的共同祖先。这个年代恰好与尼安德特人在欧亚西部定居的时间吻合。这就证明了混血的确发生在尼安德特人身上，而不是他们的远亲之类的群体。

融合于近东

那么，在今天非洲以外人群身上，到底有多少尼安德特人的血统呢？我们发现，当今非洲以外人群的基因组中，大概有1.5%～2.1%源自尼安德特人[24]，东亚人身上多一些，而欧洲人身上却少一些，尽管实际上欧洲是尼安德特人的老家[25]。之所以如此，我们现在知道至少一部分原因是遗传稀释。从生活在约9 000年前的欧洲人身上的古DNA中发现，在农业社会前，欧洲人身上的尼安德特人血统所占比例和今天的东亚人是一样的。[26]当代欧洲人身上尼安德特人的血统占比有所减少，这主要是因为在当代欧洲人的血统之中，还有一部分来自另一个祖先群体，而在与尼安德特人混血之前，这个群体就已经与其他的所有非洲以外人群分离了（从古DNA中已经发现了这个早期分离出去的群体，在本书的第二部分里我会讲述他们的故事）。源自这个祖先群体的农民在欧洲扩散后，就把来自尼安德特人的血统给稀释掉了，但这种扩散和稀释在东亚没有发生过。[27]

如果仅看考古学证据的话，尼安德特人与现代欧洲人的混血似乎也是一件水到渠成的事情，毕竟欧洲是尼安德特人的发源地。但混血是不是主要发生在欧洲呢？遗传学数据就无法告诉我们准确答案了。遗传学数据可以反映人与人之间的亲缘关系，但考虑到人类即便是靠步行也有可能在一生中辗转数千公里，所以我们不能根据携带某些DNA的当代人住在哪里，就得出结论说历史上的某些遗传事件发生在哪里。如果说过去几年的古DNA研究揭示了些什么，那么最确定无疑的就是，当代人类生活的地理分布往往与其祖先的居住地南辕北辙。

不过，这不能阻止我们对混血在地理上的起源做出一些合理的猜测。目前，在欧洲、东亚、新几内亚都发现了混血的证据，而欧洲在某种意义上是欧亚大陆的一个死胡同，现代人向东扩张的过程中不大可能绕道欧洲。于是，又回到了那个问题，尼安德特人和现代人是在哪里邂逅、融合，从而产生了一个人群，并随后向欧洲、东亚和新几内亚扩张的呢？考古学家们已经证明，在近东地区，13万年到5万年前的时间里，至少有过两次此消彼长的现象，尼安德特人和现代人互相交换了主导的地位。人们会很自然地猜想，也就是在这个阶段两者相遇了。这么一来，对于欧洲人和东亚人所共享的那部分尼安德特人血统，也就有了一个合理的解释。

那么混血有没有在欧洲发生过呢？2014年，帕博的团队对罗马尼亚骨头洞穴中发现的骸骨进行了DNA测序。埃里克·特林考斯曾经根据其头骨与尼安德特人和现代人都相似的特性，将其解读为两者的混种。[28]放射性碳定年法证实这具骸骨来自大约4万年前，而我们的数据分析则表明，这个骨头洞穴个体(25)拥有6%～9%的尼安德特人血统，远高于我们在当代非洲以外人群身上发现的2%。[29]在这个个体身上，我们发现某些尼安德特人的DNA片段能够占到他的染色体长度的1/3——长度很长而且还没有被重组打断，基于此，我们可以非常有把握地判断，如果在他的家族系谱中向前追溯的话，六代之内必定有一个真正的尼安德特人祖先。而且这种结果不是由污染造成的，因为假如有污染存在的话，尼安德特人的血统比例会被稀释而不是增加。同时，污染会导致与尼安德特人的匹配位置是在基因组里随机出现的，而不会像现在这样成片成片出现。只要找出哪些突变与尼安德特人而非与现代人更相近，并沿着基因组序列将这些突变的位置打印出来，我们用肉眼就可以识别出大块的尼安德特人DNA片段。有图有真相，混血的证据一目了然，甚至不需要什么统计学手段来证明了。

这就说明了尼安德特人在他们的老家欧洲也曾与现代人发生过混血。但是，骨头洞穴个体所属的那个人群，也就是这个带有明显的欧洲尼安德特人印记的人群，似乎并未在当代人类中留下任何后代。我们也没有发现这个个体与欧洲人的亲缘关系比东亚人更近的迹象。这又说明了什么呢？骨头洞穴个体属于一个在演化上走进了死胡同的人群，也就是说，他们是现代人，早期曾作为先锋队抵达欧洲，与当地的尼安德特人发生了混血，却在昙花一现后黯然消失。诚然，骨头洞穴个体有力地证明了尼安德特人和现代人在欧洲也曾混血过，但证明不了今天的非洲以外人群身上的尼安德特人血统来自欧洲。目前为止，非洲以外人群身上的尼安德特人血统最有可能的来源还是：近东地区的尼安德特人。

同时，根据与第一批抵达欧洲的现代人有关的考古学记录，也可以证明骨头洞穴个体所属的人群早就陷入了绝境。例如，他们制作的石器虽然五花八门，却毫无例外地与他们自己一样，存在了几千年后就突然消失了。然而，有一种被称为“原奥瑞纳文化”（Protoaurignacian）的风格一直延续到了39 000年前，据信这种文化源自近东地区的早期阿玛利安文化（Ahmarian），并很可能演变成了奥瑞纳文化（Aurignacian），也就是第一种广泛分布在欧洲的现代人文化。[30]如果奥瑞纳工具的制作工艺并非来自骨头洞穴个体所属的本地早期现代人群，而是来自从欧洲以外迁徙而来的人群，这一切也就显得合情合理了。同时，这也可以解释为什么尽管骨头洞穴个体所属的人群与本地的尼安德特人混血程度那么高，但时至今日，当代欧洲人身上留下的尼安德特人血统却不是从欧洲来的。

自然选择在抹除尼安德特人血统

混血种的生育能力较低，可能也会降低尼安德特人血统在当代人身上所占的比例。这种可能性最早由劳伦特·埃克斯科菲耶（Laurent Excoffier）提出。他从动植物的相关研究中了解到，当一个种群迁移到一个新的区域，它与新区域本地的种群哪怕只发生一点点杂交，也足以在后代中产生一个高的混血比例——这比在当代非洲以外人群身上看到的、仅2%的尼安德特人血统占比可高多了。埃克斯科菲耶认为，假设某种处于扩张过程的现代人和其他种的现代人也发生了混血，那么这种混血的次数比与和他们居住在一起的尼安德特人发生混血的次数要多至少50倍，才能解释为什么现代人的基因组中残留的尼安德特人血统比例这么低。[31]他认为一种可能性极大的解释是，在生育能力上，尼安德特人

和现代人之间的后代要远远落后于现代人之间的后代。

我对这种说法并不是很信服，而是倾向于另一种更简单的解释：由于社会因素，根本就不会发生太多的混血。时至今日，由于文化、宗教或者种姓的障碍，现代人中的很多群体也是相互之间不通婚的。那么，凭什么尼安德特人和现代人之间就会一见钟情、通婚无碍呢？

但埃克斯科菲耶还是切中了要害。我们越是一点一点地将现代人群中遗留下来的尼安德特人DNA进行分析、在基因组上确定它们的位置，真相就变得越来越清楚。我实验室里的斯里拉姆·山卡拉拉曼（Sriram Sankararaman）专门对满足以下条件的突变进行了搜索：存在于尼安德特人的基因组序列内，但在撒哈拉以南非洲人的基因组序列中极少找得到。结果发现，在每个非洲以外人群身上我们都能找到大量源自尼安德特人的DNA小片段。通过观察这些小片段在基因组上的位置，我们发现与尼安德特人的混血对当代非洲以外人群的个体所带来的影响千差万别，平均下来的确是大约2%的占比，但其分布很不均匀。在超过一半的位置上，任何个体内都找不到尼安德特人血统的痕迹，但在某些特定的位置上，又有超过一半的DNA序列来自尼安德特人。[32]

在非洲以外人群基因组的哪些位置上，尼安德特人的痕迹非常罕见呢？研究这些位置，对于我们找出尼安德特人的DNA遗传模式至关重要。对于任意一段DNA来说，找不到尼安德特人的血统并不奇怪，这只是偶然事件作用的结果。我们认为线粒体DNA就符合这种情况。但是，如果在那些承载着特定生物功能的基因组区域，尼安德特人的血统都被系统性地“抹除”了，那起作用的就只能是自然选择了。

但是，这种系统性的、对尼安德特人血统的抹除恰恰就是我们所发现的现象。而且，非同寻常的是，这种自然选择对尼安德特人血统的系统性抹除，刚好就发生在基因组里两处已知与生育能力息息相关的区域。

第一处就是在两条性染色体之一的X染色体上。这让我想起了好几年前我和尼克·帕特森共同开展并发表的一项研究[33]，那项研究关注的是人类和黑猩猩的祖先在历史上的分离。对X染色体来说，雌性携带两个副本、雄性只携带一个副本；而对其余的常染色体来说，不管雌性、雄性，大多数情况下都各携带两个副本。那么，在任何种群中，X染色体的三条副本就对应着常染色体的四条副本。这意味着，在每一代中，任意两条X染色体与任意两条常染色体相比，其拥有共同亲本的概率比是4:3——X染色体之间拥有共同亲本的概率更大。依此我们可以进一步推

断，任意两条X染色体从共同祖先那里演化出来的平均时间是常染色体的3/4。但是，我们实际观察到的数字只有0.5甚至更低。[34]在那项关于人类和黑猩猩的共同祖先种群的研究中，我们一开始假想的多种历史场景都无法解释这种模式，比如雌性在群体内移动的比例较低，或者雌性的后代数量波动比雄性的要大，或者是种群的扩张、收缩等。然而，我们后来还是找到了一种可以用来解释这种模式的场景：一开始，人类的祖先和黑猩猩的祖先是相互分离的，后来，其中一个支系的部分成员通过杂交把血缘带进了另一个支系，从那以后，这两个支系就完全隔离了。

那么，杂交混血是如何导致X染色体上的遗传变异远远少于基因组的其他部分呢？从对各种动物的研究中可以得知，只要两个动物种群的差异足够大，它们杂交的后代就会出现生育能力下降的情况。就拿和人类类似的哺乳动物来说，这种现象在雄性身上更为明显，而且与生育能力下降相关的遗传因素都集中在X染色体上。[35]所以，当两个比较疏远的种群已经出现了杂交后代的生育能力下降的现象，但还是发生了杂交的话，就会出现强烈的自然选择，把那些导致生育能力下降的遗传因素清除掉。由于在X染色体上集中了导致不育的基因，这个自然选择的过程在X染色体上表现得特别显著。结果就是，针对X染色体的自然选择青睐那个能增加后代生育能力的种群，把来自这个种群的DNA片段保留在了杂交后代中。这就使得杂交种群所携带的X染色体几乎完全来自一个祖先种群。于是，杂交后的种群和其中一个祖先种群之间在X染色体上的遗传差异也被降低到了一个反常的水平。这正与我们在人类和黑猩猩身上看到的模式是一致的。

这种理论上的预测似乎有些不可思议，但的确，在西欧家鼠和东欧家鼠的杂交品种身上，我们就能看到这种现象。这种杂交鼠生活的地带，大致沿着当年冷战时期的两方阵营分界线从南到北地穿过中欧。由于西欧鼠和东欧鼠的差异非常大，而杂交鼠身上又携带着来自两者的DNA，所以在大多数杂交鼠的基因组里，能够将杂交鼠和西欧鼠区分开来的突变密度都很高。但是如果只看X染色体，突变密度就小很多了，原因就是如果X染色体来自东欧种群，雄性杂交鼠就会丧失生育能力，最终造成杂交鼠从东欧种群X染色体中获取的DNA数量很少。[36]

2006年我们发表了这篇论文，主张人类或者黑猩猩可能起源自古代的一次重大杂交事件，而在那之后，相关的证据也越来越强烈地支持我们的主张。2012年，米克尔·舒尔普（Mikkel Schierup）和托马斯·梅伦

德（Thomas Mailund）及其同事们开发了一种新方法，利用遗传学数据来估算两个当代物种的祖先在发生物种隔离时的突然程度，其原理与李恒和德宾采用过的方法类似（我们在第1章曾描述过）。[37]当他们研究黑猩猩和倭黑猩猩的隔离时间时，发现这次隔离是突然降临的，而这恰好与一种假说相吻合：这两个物种是被一条一两百万年前骤然出现的大河——刚果河分开的。相反，当他们如法炮制，去研究人类和黑猩猩时，他们却发现这两个种群在分化开始以后，仍延续了一段时间的基因交流，这恰好就是两者发生杂交的证据之一。[38]

在舒尔普和梅伦德于2015年发表的一篇论文中，还有另外一个更为重要的发现。他们与其他同事们一起证明了，在非洲以外的人群中，X染色体上那些没有尼安德特人基因渗入的区域，在很大程度上也正是在人类和黑猩猩之间存在较小遗传差异的区域。[39]这种现象与下述假设非常吻合：在混血种身上发生的、会降低生育能力的遗传突变不仅集中在X染色体上，而且还集中于X染色体的某些特定区域内，在这些特定的区域里，自然选择最终抛弃了那些携带着劣势血统的雄性。既然存在着把尼安德特人DNA从X染色体上清除的自然选择，也正说明了尼安德特人和现代人的男性混血后代的生育能力下降了。

我们还发现了别的证据可以证明尼安德特人和现代人的混血后代不育的现象，而且这条证据与X染色体无关。当我们在雄性混血个体身上发现生育能力下降的迹象时，相应的致病基因一般在雄性生殖组织中会特别活跃，从而导致了精子功能障碍。当我把X染色体的证据给演化生物学家达文·普莱斯格瑞弗斯（Daven Presgraves）展示以后，他向我建议，如果这是真的，那么拿男性睾丸内的精子细胞和人体其他组织的细胞相比，在精子细胞内异常活跃的基因中，尼安德特人的血统占比应该相对较低。我们把实际的数据拿过来一看，果真如此！普莱斯格瑞弗斯的预言被证实了！[40]

携带尼安德特人血统的现代人所面临的问题不只是生育力的下降。事实是，不仅仅在X染色体上那些对男性生育能力至关重要的基因周围，而且在绝大多数基因上，都出现了尼安德特人的血统被系统性清除的现象。相比之下，在那些几乎没有什么生物功能的“垃圾”基因组部分，尼安德特人的痕迹明显更重。与此相关的最清晰的证据，来自2016年的一项研究。在这项研究中，我们公布了过去45 000年里的超过50个欧亚人的古DNA全基因组数据集。[41]从中可看出，在我们分析的大多数早期样本中，尼安德特人血统所占比例为3%～6%，而随着时间的流

逝，广泛存在的自然选择对尼安德特人的DNA产生了清除作用，时至今日，它们的比例已经降到了约2%（见图9）。

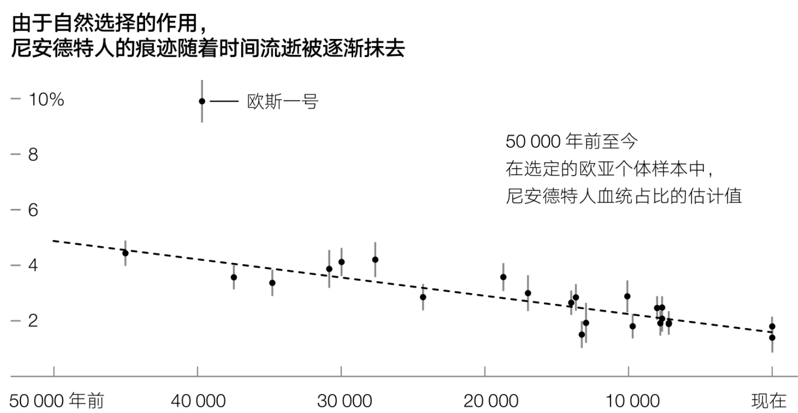


图9 尼安德特人的血统被自然选择清除掉

在尼安德特人的大部分活动范围内，由于受冰河时期影响，他们所赖以生存的动植物群体经常会遭遇周期性的巨大打击，而居住在热带非洲的现代人祖先们则不大会受此折磨。遗传学上的证据也确认，尼安德特人的群体规模比现代人祖先的要小，因为他们基因组的遗传多态性大概是现代人祖先的1/4。一个种群如果在历史上存在过种群规模偏小的情况，对这个种群的遗传健康不是件好事。在这种情况下，每一代的遗传突变频率都会发生大幅度的波动，对某些突变而言，即便自然选择倾向于降低其频率，但是由于群体规模偏小引发的频率大幅度波动还是有可能把这些突变在整个种群内传播开来。[42]所以，在尼安德特人和现代人分离之后的50万年时间内，尼安德特人积累了大量的遗传突变，这些遗传突变在尼安德特人和现代人发生混血后，对他们的后代产生了有害的影响。

尼安德特人基因组中产生的这些有害突变，与后来各种现代人群之间的混血行为产生了鲜明对比，后者并没有出现受困于此的迹象。例如，在非裔美国人中，通过对大约3万人的研究，我们并没有发现任何针对非洲或欧洲血统的自然选择现象。[43]对这件事的第一种解释是，当尼安德特人和现代人混血的时候，两者分道扬镳的时间太久了，比起西非人和欧洲人的分离时间来说长了10倍多，在生物不兼容的道路上，他们已经走了太远。

第二种解释是这样的，根据对很多物种的研究成果，不育现象往往需要基因组上不同位置的两个基因相互作用才能形成。因为产生一个生

物不兼容性现象需要两个基因上的改变，所以不育现象发生的速率是随着种群分离时间的平方而增长的，增加10倍的种群分离时间就相当于增加100倍的发生遗传不兼容的可能性。这么来看的话，我们没听说过当代人类的“混血儿”缺乏生育能力的事情，也在情理之中吧。

正反合

从18世纪开始，欧洲大陆哲学(26)的一个重要发展就是“辩证法”（dialectic）在各种思想运动中的使用：否定了再否定，最终达到统一。[44]辩证法起自“正题”（thesis），而正题必将产生其对立面“反题”（antithesis），通过对二者的扬弃和统一，我们将超越对立，并形成一个“合题”（synthesis）。

这正是我们对现代人起源的理解过程的真实写照。长久以来，很多人类学家支持“多地区独立起源假说”，认为世界上任何一个地方的现代人都是从本地区的古老型人类演化而来的。按照这个说法，欧洲人的血统大部分应该来自尼安德特人，东亚人源自100多万年前扩散到欧亚大陆东部的人群，非洲人则更是历史悠久、土生土长。现代人这么多的生物性差异一定是很早很早之前就已经形成了的。

而多地区独立起源假说很快就遭遇了它的“反题”。“走出非洲”假说认为，现代人不是在世界各地孤立演化出来的，相反，所有的现代人都源自大概5万年前开始的一次从非洲和近东向外的大迁徙。“线粒体夏娃”生活的时代离我们现在比较近，以及其与尼安德特人的线粒体DNA之间存在的巨大差异，都为这个假说提供了一些完美证据。与多地区独立起源假说相反，“走出非洲”假说强调的是：与人类骨骼化石记录动不动就数百万年的历史相比，当代人群之间的差异性是最近才形成的。

然而，“走出非洲”假说也不是完美无缺的。现在，我们到了“合题”的阶段。借助古DNA，我们发现了尼安德特人和现代人之间的基因交流（gene flow）。这样就催生了一个新的“走出非洲居多”（mostly out-of-Africa）的假说，同时，我们对那些曾与尼安德特人亲密接触的现代人的文化也有了更深刻的认识。的确，一个源自非洲的人类种群对外扩散、横扫世界，而非洲以外的现代人就是他们的后裔，但是现在我们也知道了，他们也与其他当地的古老人群发生过混血。所有这些故事，都“白纸黑字”、清清楚楚地写在了基因组里面。知道了这些，我们一定会对我们的现代人祖先以及他们邂逅过的古老型人类产生不同的想

法。尼安德特人比我们想象的更像现代人，或许他们已经具备了很多原来我们认为只属于现代人的行为特征。在种群融合的时候一定也伴随着文化交流——威廉·戈尔丁和琼·奥尔在小说中的戏剧化描写也并不全然没有道理。我们也知道，尼安德特人其实也给非洲以外人群留下了一些生物遗产，比如说他们贡献了适应欧亚大陆上不同环境的基因。关于这一点，在下一章中我会再细细道来。

在这个尼安德特人基因组计划结束的时候，我还沉浸于那种惊喜的状态之中不能自拔。自从发现了尼安德特人和现代人混血的第一个证据后，我就禁不住做噩梦，总觉得是哪儿出错了。但数据本身不会这样一惊一乍，始终向我们呈现出一致的结果：其实，混血的证据到处都有，工作越深入，我们遇到的模式就越多，而这些模式都毫无例外地反映了混血对现代人的基因组所产生的巨大影响。

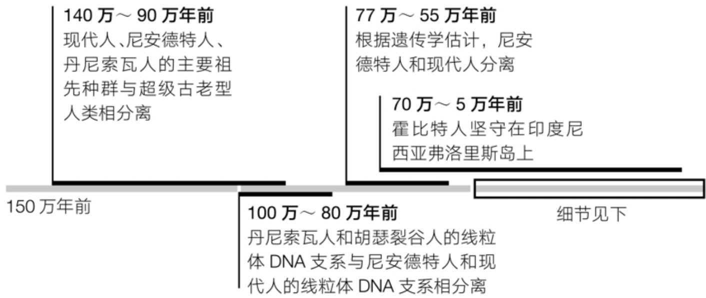
遗传学的数据多少让我们有些应接不暇。我们早已不是在证实已有的假说，而是在随时准备着迎接下一个惊喜。现在，我们知道尼安德特人和现代人混血的后代种群不仅生活在欧洲，而且横跨了欧亚大陆。许多这样的种群并没有存活下来，但有一些不仅存活了下来，还发展出来了大量的当代人类。现在，我们还知道了现代人和尼安德特人分离的大致时间，也知道当这两大种群再次相遇的时候，他们由于已经各自演化了很久，几乎形同陌路，到了生物兼容的极限了。这就引出了一个问题：尼安德特人是与我们的祖先发生混血的唯一古老型人类吗？在历史上，是否还存在着其他重要的混血事件呢？

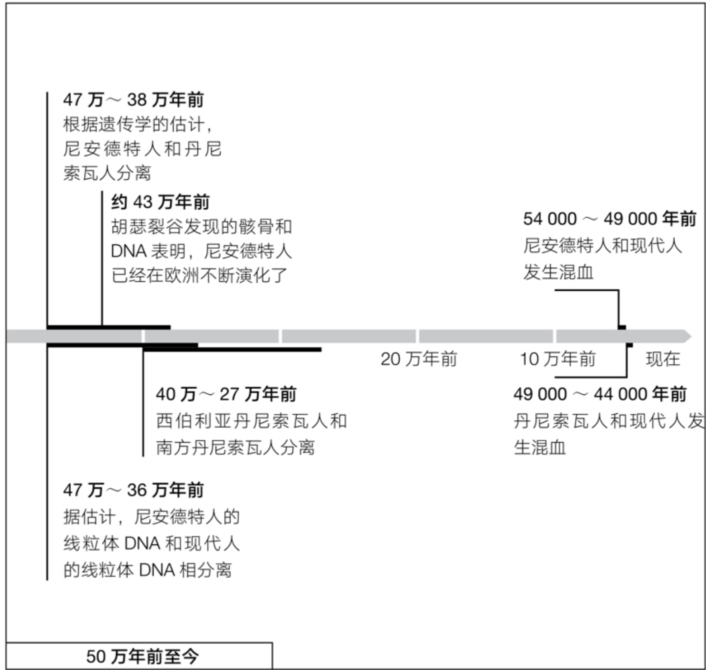
03

丹尼索瓦人

第一部分

古老型人类支系的多样性





来自东方的惊喜

2008年，俄罗斯考古学家在西伯利亚南部阿尔泰山脉的丹尼索瓦洞穴（Denisova Cave）中挖出了一小块骨头。这个洞穴是以18世纪住在那里的俄罗斯隐士丹尼斯（Denis）命名的。骨头上的生长板尚未闭合，说明它来自一个儿童。由于骨头太小，无法采用放射性碳定年法，所以骨头的时代并不确定。但它是从岩洞里的混合土层里挖掘出来的，同时出土的文物有的能追溯到小于3万年前，有的能追溯到超过5万年前。挖掘工作的领队阿纳托利·杰列维扬科（Anatoly Derevianko）推断骨头的主人可能是一名现代人，于是就如此给样品打上了标签。不过，在岩洞附近也发现过尼安德特人的遗迹，[1]那么，也许这一块骨头属于一名尼安德特人呢？于是，杰列维扬科将骨头的一部分送到了德国的斯万特·帕博那里。

帕博团队由约翰内斯·克劳泽率领，从中成功地提取出了线粒体DNA。[2]结果发现，这个DNA序列的类型跟逾万名现代人以及7个尼安德特人的序列都不相同。当代人和尼安德特人的线粒体DNA上有大约200个突变差异，而这个新的、取自丹尼索瓦指骨的线粒体DNA上，跟当代人和尼安德特人相比，居然有差不多400个差异！根据突变累积的速率，可以估计出当代人和尼安德特人的线粒体DNA是在47万年到36万年前分离的。[3]而从丹尼索瓦指骨上的线粒体DNA中找到的突变差异表明，这个种群的分离时间大体是在100万年到80万年前。这样一来，这根指骨就有可能属于一个我们从未记录过的古老型人类群体。[4]

然而，这个群体的身份还是扑朔迷离。没有骸骨，也没有工具制作的风格可供参考，比起发现尼安德特人的时候条件差多了。如果说，对尼安德特人的研究是考古学发现推动了基因组测序的工作，那么面对这个新的古老型人类群体，就需要遗传学数据来当先锋了。

一根指骨里找出来的丹尼索瓦人

我是在2010年初才第一次听说这个不为人知的古老型人类群体的。当时我正在德国莱比锡访问帕博的实验室。自从加入了帕博在2007年组建的尼安德特人基因组分析团队后，我就以每年三次的频率到那里去工作。一天晚上，帕博带我去了一个啤酒屋，在我们喝酒闲谈的时候，他

把这个新的线粒体DNA序列的事情告诉了我。有如神助一般，这根丹尼索瓦指骨居然是当时保存得最为完好的古DNA样本之一。帕博曾经在数十个尼安德特人样本中进行筛选，才从中挑出了几个样本携带有最多4%的灵长类DNA，而这根指骨携带的比例却高达70%。别看骨头小，帕博及其团队已经获得了比以前从尼安德特人身上拿到的所有数据还要多的全基因组数据（不仅仅是线粒体DNA）。他问我是否愿意帮助分析这些数据。这个邀请，是我科学生涯中最大的幸运。

线粒体DNA上的信息告诉我们：丹尼索瓦指骨的主人来自一个人类种群，早在现代人和尼安德特人的祖先分离之前，这个种群就已经开始自立门户了。但是线粒体DNA仅记载了纯母系的信息，这只是对人类的基因组有贡献的、成千上万的支系中的一小部分。要深挖某个个体的历史，最有价值的方法就是检查所有与其相关的支系。拿这根丹尼索瓦指骨来说，其线粒体DNA中记载的信息跟全基因组中蕴藏的信息比起来，有很大的差异。

从全基因组中获得的第一个信息是，尼安德特人和丹尼索瓦岩洞中出土的新人类种群之间关系不同一般，其亲近程度超过了他们两者中任何一个与现代人之间的关系。[5]这就跟线粒体DNA上的发现有了很大差别。最终，我们估计尼安德特人和丹尼索瓦人的祖先种群分离的时间是47万年到38万年前，而这两种古老型人类的共同祖先种群和现代人的分离时间则是77万年到55万年前。[6]根据线粒体DNA或者基因组的其他部分，都可以反映出种群间的亲缘关系，如果两者的结果存在差异，并不见得就是相互矛盾的。在DNA的任何位置上，两个个体拥有共同祖先的时间，一定至少不晚于他们的祖先分离成两个种群的时间，有时甚至会早很多。然而，通过研究全基因组数据，我们能够得知种群什么时候分裂。只要能认识到全基因组中包含了全部的祖先的信息，我们就能有的放矢，搜寻那种比较短的、突变密度相对较低的基因组片段，找到了这样的片段，就相当于找到了生活在种群分离前夕的共同祖先。我们的研究结果表明，虽然丹尼索瓦人是尼安德特人的近亲，但两者还是有着千差万别的。我们从化石记录中可以得到很多尼安德特人的特征出现的时间，而早在那之前，丹尼索瓦人和尼安德特人的祖先就已经分离了。

至于如何来称呼这个新的种群，我们曾经发生过激烈的辩论，并决定使用一个通用的非拉丁名字“Denisovans”，即丹尼索瓦人，这是以首次发现他们的岩洞来命名的。这就跟以德国的尼安德山谷来命名尼安德特人如出一辙。我们有些同事对这个决定很苦恼，一直游说要采用一个

新的物种名——也许是Homo altaiensis吧，这个名字出自丹尼索瓦岩洞所在的山脉[27]。如今，在俄罗斯新西伯利亚的博物馆中，在对丹尼索瓦的考古发现进行的讲解里，就采用了Homo altaiensis这个词。然而，我们遗传学家真心不愿意这样使用一个物种的名称。

长期以来，人们一直在为尼安德特人是否构成了一个与现代人相分离的物种而争论不休。有些专家将尼安德特人认定为人属（genus Homo）下的一个单独的物种，并将其命名为Homo neanderthalensis。而另外一些专家则将其归类为现代人（智人）下的一个亚种，并将其命名为Homo sapiens neanderthalensis。如果要把两个群体划分为不同的物种，往往是基于以下假设：这两个群体之间没有发生过杂交混血。[7]但我们现在已经知道了，尼安德特人曾经与现代人类成功地发生过杂交混血，而且还发生过多次，这样一来，尼安德特人是一个单独的物种的论点就被削弱了。那么，数据表明丹尼索瓦人是尼安德特人的近亲，既然我们不确定尼安德特人是否该被定义为一个单独的物种，丹尼索瓦人也应该存在同样的问题。对那些已经灭绝的种群，判断其是否足够独特到可以给出一个独一无二的物种名称，传统上我们是看骨骼形状，而丹尼索瓦人的遗骸恰恰很少，我们就更应该小心谨慎一些了。

说到遗骸，仅有的一些发现的确很有意思。杰列维扬科和他的同事们给帕博送来了几颗丹尼索瓦岩洞中发现的臼齿，其中包含的线粒体DNA与上文说的指骨有很近的亲缘关系。这些牙齿巨大，远超以前在人属范围内发现的牙齿的尺寸。人们认为，大臼齿是一种对饮食结构的生物性适应，特别是对那些难以咀嚼、未经加工的植物性食物。在丹尼索瓦人之前，已知的、牙齿尺寸与此相仿的、与我们最为接近的物种是以植物为生的南方古猿（australopithecines），其中最著名的个体当属“露西”（Lucy）。她的骸骨是在埃塞俄比亚的阿瓦什山谷（Awash Valley）发现的，距今已有300多万年了。“露西”不会使用工具，根据其较小的体型修正后得出的脑容量只比黑猩猩略大，但已经开始直立行走。总之，从我们得到的有限信息来看，跟尼安德特人和现代人相比，丹尼索瓦人肯定算得上是非常独特的。

混血，原本就是人之常情

借助全基因组序列，我们检验了丹尼索瓦人是否与某些当代人群的亲缘关系更近一些。结果让人如获至宝。

从遗传学上来看，丹尼索瓦人与新几内亚人的关系比与其他欧亚大陆的人群要稍微近一些，这表明新几内亚人的祖先曾经与丹尼索瓦人发生过混血（见图10）。当然，从丹尼索瓦洞穴到新几内亚的距离足足有9 000公里，而且新几内亚和亚洲大陆之间还隔着大海。新几内亚的气候条件很大程度上属于热带，跟西伯利亚的严冬比起来，简直就是天上地下。很难想象，一种适应了某一个环境的古老型人类能够在另一个截然不同的环境里蓬勃发展。



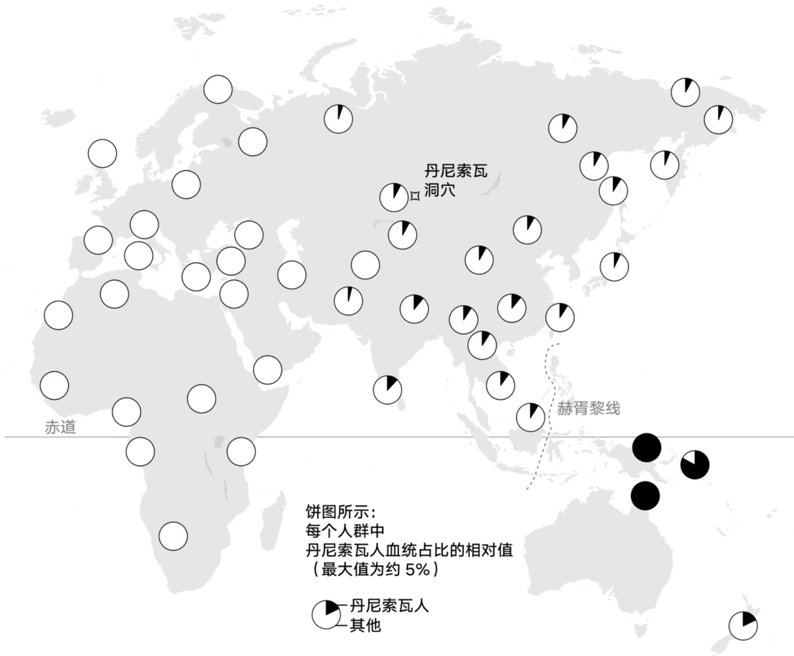
图10　在当今有代表性的人群中，尼安德特人和丹尼索瓦人的血统所占比例

古老型人类的血统占比是以“某人群的占比／所有人群的最大占比”来表示的。今天，丹尼索瓦人的血统主要分布在赫胥黎线以东，即使在海平面较低的冰河时代，亚洲大陆和澳大利亚、新几内亚之间也总是被一条深海沟隔开。

正因为对该结果抱着一种怀疑的态度，我们尝试着寻找其他的解释。会不会是现代人的祖先在数十万年前就分成了几个种群，而其中的一支与丹尼索瓦人关系密切，这一支系对新几内亚人的血统有很大的影响，而对当代人类的大多数其他支系影响较小呢？如果真是这样的话，当代新几内亚人和丹尼索瓦人在遗传上的亲密关系都可以归因于在几十万年前进入新几内亚人支系内的DNA片段。今天，在新几内亚人的基因组中，我们能够测量完整的、古老型人类的DNA片段的长度，并发现其

中与丹尼索瓦人有关的片段比与尼安德特人有关的片段长度要长12%，这就意味着，平均来说，与丹尼索瓦人有关的片段被引入的时间点要近一些。[8]

一旦古老型人类种群和现代人类种群相融合，由古老型人类贡献的DNA片段就会被重组过程所截断，再重新与现代人类的DNA片段拼接在一起，其速率大概是每一代、每条染色体上存在一到两次拼接。正如在第2章中所讨论的那样，根据“尼安德特人片段”的长度，可以推断出相关的融合发生在54 000年到49 000年前之间。[9]再根据新几内亚人中“丹尼索瓦人片段”多出来的长度，就可以推断出丹尼索瓦人和新几内亚人的祖先发生混血的时间段是49 000年到44 000年前之间。[10]



那么，当今新几内亚人的基因组中有多少源自丹尼索瓦人呢？通过测量、比较新几内亚人和其他非洲以外人群的遗传学数据，我们可以估计出新几内亚人血统中大约有3%～6%来自丹尼索瓦人，这比来自尼安德特人的平均大概2%的比例要高。所以，在新几内亚人的血统内，总计有5%～8%来自古老型人类。这是已知最大的古老型人类对当代人群的贡献。

丹尼索瓦人的发现证明，在现代人从非洲和近东地区向外迁徙的过程中，古老型人类和现代人发生混血并不是件稀罕事。迄今为止，针对两种古老型人类尼安德特人和丹尼索瓦人的DNA测序已经完成，数据赋予了我们发现以前未知的混血事件的能力。如果哪一天，我们发现了一个新的古老型人类群体，而从中提取的DNA序列又揭示出一次前所未闻的人群融合现象，我也是不会吃惊的。

突破赫胥黎线

鉴于西伯利亚和新几内亚之间的距离非常遥远，丹尼索瓦人和新几内亚人的祖先之间的混血到底是在哪里发生的呢？

我们首先想到的是亚洲大陆，或许是在印度或者中亚，这个区域恰好在一条看似合理的从非洲到新几内亚的人类迁徙路线上。如果的确如此，那么我们之所以在东亚或南亚大陆上很少找到丹尼索瓦人相关的痕迹，就是因为后来几波的现代人类扩张至此的时候，他们不但没有携带丹尼索瓦人的血统，而且还取代了原来拥有这些血统的种群。这些后来的迁徙对今天的新几内亚人的DNA并没有产生影响，所以至今他们身上与丹尼索瓦人相关的血统比例还是相对很高。

看一下丹尼索瓦人相关的血统在当代人类身上的地理分布，我们会发现上述想法似乎还挺有道理的。我们从西南太平洋岛屿、东亚、南亚还有澳大利亚收集了当代人类的DNA，并对他们身上丹尼索瓦人相关血统的占比进行了估测。我们发现，比例最高的人群是东南亚沿岸岛屿上的原住民，特别是菲律宾，以及新几内亚、澳大利亚等这样的大岛上的原住民。[11]（在这里我使用了“原住民”这个词，主要是指那些早在农业扩张时代之前就定居在那里的人。）

我们在这里关注的人群，大多分布在赫胥黎线以东，这条线是一条自然的分界线，将新几内亚、澳大利亚、菲律宾与印度尼西亚西部、亚洲大陆分开了。19世纪，英国博物学家阿尔弗雷德·拉塞尔·华莱士（Alfred Russel Wallace）首次定义了这条线，后来与他同时代的生物学家托马斯·亨利·赫胥黎（Thomas Henry Huxley）加以修正，突出了生活在线两边的动物的差异性。例如，它大体将胎盘哺乳动物划到了西边，把有袋类动物划到了东边。一条深海沟形成了天然的地理屏障，即便在冰河时代里海平面下降了100米的时候，两边的动植物也只能隔海相望、无法交流。

而我们现代人祖先在5万年前以后就成功突破了这个屏障，着实令人赞叹。这些先驱者们确实成功跨越了，其中的艰难险阻自不待言。居住在赫胥黎线以东、带有丹尼索瓦人血统的现代人很可能也是受这个屏障的保护，免遭了后续从亚洲而来的人类迁徙的侵扰。他们成为新几内亚人、澳大利亚人和菲律宾人的祖先，并让这些后代成为当今丹尼索瓦人血统比例最大的人群。同样居住在此地的动物也是如此，多少年来就在这个环境里生生不息。

但细细看来，人群融合发生在亚洲中心地带的这种解释也不是像乍一看上去的那样简洁明了。诚然，赫胥黎线以东的人群中存在着大量的丹尼索瓦人血统，可以用这种“亚洲中心说”来解释，但是在赫胥黎线以西的情形怎么解释呢？最值得注意的是，在印度和苏门答腊岛沿岸的安达曼岛链、东南亚大陆的马来半岛上，都存在着原住民采猎者，他们和新几内亚、澳大利亚的原住民一样，也都是从非常古老的支系演化而来的，可是他们身上并没有那么多丹尼索瓦人的血统啊。

在丹尼索瓦人基因组被解读几年后，帕博及其实验室对来自中国北京附近的距今大约4万年的田园洞人进行了基因测序。[12]在该个体的全基因组数据中，同样没有证据表明丹尼索瓦人相关血统所占的比例升高了。假如混血的确发生在亚洲大陆上，而且现代人再携带着丹尼索瓦人相关血统扩散到各地，那么如果将东亚地区的古人类以及扩散区域的多个人群与新几内亚人相比较的话，他们身上携带的丹尼索瓦人相关血统比例应该差不多才对。但事实并非如此。

还有一种最简单的解释，在亚洲东南端的岛屿上，以及在新几内亚和澳大利亚，与丹尼索瓦人有关的血统比例之所以如此之高，是因为混血就发生在这些岛屿附近——要么在岛上，要么在东南亚大陆上——不管怎样，都是在离丹尼索瓦洞穴非常远的热带区域。然而，人类学家海部洋介（Yousuke Kaifu）在2011年的一次演讲中指出，这种假说很难解释为什么这些区域里缺乏相应的考古文物，按理说应该有一些东西能够证明这些尼安德特人和现代人的大脑袋亲戚们(28)曾经在此出没过才对。

海部洋介还指出，到目前为止，在这个区域内发现的骸骨中，头骨尺寸都不大。这使我想到，或许混血是发生在中国南部或者东南亚大陆上。中国中北部的陕西大荔、东北部的辽宁金牛山、东南部的广东马坝，都出土了古老型人类的骸骨，而且都可以追溯到大约20万年前，骨骼形态上跟丹尼索瓦人也更加匹配。在印度中部的纳尔默达

（Narmada）挖掘出来的一具古老型人类化石也可追溯到大约75 000年前。在中国已经建立了世界级的古DNA实验室，印度也开始了类似设施的建设。有朝一日，这些样品中的DNA必定能将我们带来全新的、出乎意料的认识。

认识一下南方丹尼索瓦人

还记得跟非洲以外人群祖先发生过混血的尼安德特人吗？他们是我们现在拥有基因组数据的尼安德特人个体的近亲；但是，跟新几内亚人祖先发生过混血的古老型人类，却不是我们现在拥有基因组数据的西伯利亚丹尼索瓦人个体的近亲。我们检查了当今新几内亚人和澳大利亚人的基因组，计算他们两者与西伯利亚丹尼索瓦人之间DNA字母差异的数量，以此来估计他们的祖先从一个共同的亲本种群分离的时间。我们发现，在基因组的任何位置上，差异数量都指向了同一个时间段：40万年到28万年前。[13]这说明，丹尼索瓦人的祖先和尼安德特人分离以后，西伯利亚丹尼索瓦人的祖先又和那支对新几内亚人产生遗传贡献的丹尼索瓦人支系分离了。如果把这两次分离距今的时间长度做一下比较的话，那前者与后者的比值大约是3:2。

由于丹尼索瓦人存在非凡的多样性，他们内部之间的差异远超现代人类群体之间的差异，我们可以将他们视为一个广义的人类类别，其中一支演化成了与新几内亚人混血的古老型人类的祖先，另一支则演化成了西伯利亚丹尼索瓦人。鉴于这两个种群之间的关系比较远，他们可能有不同的适应环境的性状，这也就可以解释他们如何在不同的气候条件下蓬勃发展。很可能还有其他的丹尼索瓦人分支有待我们发现。我们甚至应该考虑一下尼安德特人是否也是这个丹尼索瓦人大家庭的一员。

这个与丹尼索瓦人有关的种群，曾经与迁徙到东南亚大大小小岛屿上的现代人发生过混血，但我们从未赋予过他们一个特殊的名字。我个人喜欢称他们为“南方丹尼索瓦人”（Australo-Denisovans），主要还是想突出他们的靠南的地理分布属性。人类学家克里斯·斯特林格（Chris Stringer）更倾向于使用“巽他丹尼索瓦人”（Sunda Denisovans），这是以连接印度尼西亚群岛和东南亚大陆的一块陆地(29)命名的。[14]但是，如果混血发生在如今的东南亚大陆、中国或者印度的话，那这个名称就不那么准确了。

人们很容易认为南方丹尼索瓦人、丹尼索瓦人和尼安德特人都是源

自第一个走出非洲的直立人种群，而现代人则源自留在非洲的直立人种群。这是错误的。人们已经在格鲁吉亚的德马尼西（Dmanisi）发现了非洲以外的、最早的直立人骸骨，时间可以追溯到大概180万年前，而在印度尼西亚的爪哇岛所发现的直立人也差不多属于同一时代。如果第一波走出非洲的直立人是丹尼索瓦人和尼安德特人的祖先的话，那么这些种群与现代人分离的时间应该至少与直立人向欧亚大陆扩散的时间一样久远，但这就与遗传学上的发现相差太远了。遗传学数据指出的分离时间是在77万年到55万年前之间，而这跟180万年相比就显得太近了。

不过，在一个合适的时间窗口内，也就是在直立人走出非洲后很久、现代人走出非洲以前的这个时间段内，我们还是可以从化石记录中找到一个共同祖先的候选者。1907年在德国海德堡发现了一具大脑袋的骸骨，大概有60万年历史，[15]他有可能就是现代人和尼安德特人的共同祖先，[16]这实际上意味着他也是丹尼索瓦人的祖先。通常，海德堡人（Homo heidelbergensis）既被视为欧亚西部人种，也被看作一个非洲人种，但一般不会把他看作欧亚东部人种。然而，来自南方丹尼索瓦人的遗传学证据表明，或许在欧亚大陆东部，海德堡人的支系也有着非常悠久的历史。发现丹尼索瓦人的重要意义之一，就是将欧亚大陆东部推到了人类演化的舞台中央的位置，在上面演出的，绝不是西方人所经常以为的小插曲。

终于，我们现在可以从4个存在高度差异的人群中获取全基因组数据了。他们的共性是：脑容量大，在7万年前以后仍活跃在世。他们是现代人、尼安德特人、西伯利亚丹尼索瓦人和南方丹尼索瓦人。除此之外，我们还需要加入一个曾经生活在印度尼西亚弗洛勒斯岛上的“小矮人”，也就是所谓的“霍比特人”（hobbits），他们很可能源自早期的直立人，在70万年以前抵达弗洛勒斯岛后，就一直被大洋所包围，生活在一个封闭的环境里。[17]

这五组人群和可能还有更多的生活在同一时间段、有待发现的群体，彼此之间都已经分隔了数十万年的演化历程。这比当代人类谱系中最疏远的分支之间的间隔都要长——例如，来自非洲南部的桑人采猎者和所有其他人类。7万年前，世界上的人类形态可谓是千姿百态，随着他们的基因组数据越来越多，那个时代的百般人性都将逐一在我们的面前重现。

丹尼索瓦人血统帮助了现代人

现代人和丹尼索瓦人的混血带来了什么生物学影响呢？在各种当代人群中，丹尼索瓦人相关的血统在新几内亚人、澳大利亚人，以及与他们有血缘关系的人群之中所占比例是最高的。[18]然而，一旦我们掌握了更好的数据、更精密的技术，我们就会发现在亚洲大陆上也能找到一些丹尼索瓦人相关的血统，[19]尽管要少得多，但就是这个发现为我们了解混血所带来的生物学影响提供了线索。

在东亚人中，丹尼索瓦人相关的血统比例大约是新几内亚人的1/25——总计占东亚人基因组的0.2%。在南亚人中，这个比例上升到了0.3%~0.6%。[20]我们还无法确定在亚洲大陆和东南亚岛屿上发现的与丹尼索瓦人有关的血统是否来自同一支古老型人类群体。如果不同，我们就是又发现了一起古老型人类和现代人类混血的事件。但不管其起源如何，与丹尼索瓦人的混血都具备显著的生物学意义。

过去几年里我们基于基因组数据所做出的发现中，最为引人注目的发现之一就是调节人体红细胞的一个遗传突变，这个突变帮助居住在高海拔西藏地区的人们更好地适应了缺氧的环境。拉斯马斯·尼尔森及其同事们已经证明，发生这个突变的DNA片段与西伯利亚丹尼索瓦人的基因组匹配得最好，比与尼安德特人、当代非洲人的匹配都要好。[21]

这表明，亚洲大陆上的某些与丹尼索瓦人有血缘关系的人群已经发生了对高海拔的遗传适应，而这个具有适应性的遗传突变通过混血被西藏人的祖先继承了。考古学的证据表明，青藏高原的第一批居民在11 000年前以后就季节性地生活在这里了，而以农业为基础的永久性定居则是从大约3 600年前开始的。[22]很有可能，该遗传突变的频率是在这两个时间点之后才迅速增加的。如果我们有了古西藏人的DNA，我们就有可能直接对这个预测进行验证了。

现代人与丹尼索瓦人的混血帮助了现代人适应新的环境，而其与尼安德特人的混血也起到了同样的作用。我们和其他一些科学家都证明，在当代欧洲人和东亚人里，与角蛋白有关的基因跟其他基因相比，平均来说都继承了更多的尼安德特人的血统。[23]这说明，在与角蛋白有关的基因上，由于自然选择的压力，尼安德特人所携带的基因版本在非洲以外人群中保留了下来。也许这是因为角蛋白是皮肤和头发必不可少的成分，在寒冷的环境下能起到重要的保护作用[(30)]。考虑到现代人恰好是迁入了尼安德特人已经适应了的寒冷环境，现代人能够适应非洲以外的环境，尼安德特人的基因版本算是帮了大忙。

超级古老型人类

考虑到丹尼索瓦人与尼安德特人之间的关系，比他们中的任一个与现代人的关系更近，我们可以合理地推测，丹尼索瓦人和尼安德特人与那些未跟这两个古老型人类发生混血的现代人支系，例如撒哈拉以南的非洲人，有着相等的遗传距离。但是我们发现，撒哈拉以南的非洲人跟尼安德特人的关系要稍微更近一点。[24]这说明，还存在着我们尚不知道的混血事件。我们观察到的模式只能有一种解释：丹尼索瓦人曾与一个未知的、深度分化的古老型人类群体发生过混血，这个种群具有以下特征——非洲人和尼安德特人从未从他们身上继承或者只继承了很少的DNA，而在现代人、尼安德特人和丹尼索瓦人彼此分离之前，这个种群就和他们三者的共同祖先分离了。

这么说的证据何在呢？在所有非洲人都共同拥有遗传突变的基因组位置上，我们可以看到这种突变更常见于尼安德特人，而不是丹尼索瓦人。正因为这种突变是非洲人共同携带的，它们一定是在很久以前发生的，要知道，在不受自然选择影响的情况下，通常一个突变要花上100万年或者更长的时间才能扩散到整个人类种群并达到100%的频率。而丹尼索瓦人并不拥有这些突变，对这个现象的唯一可能解释就是：丹尼索瓦人的祖先跟一个非常古老的人群发生过混血，在现代人、尼安德特人和丹尼索瓦人彼此分离之前，这个人群就和他们三者的共同祖先分离了，而且分离时间是如此的久远，以至于几乎所有的现代人都携带了新的突变。

通过检查在当代非洲人中以100%频率发生的突变，并测量比较它们在多大程度上更倾向于与尼安德特人基因组，而不是与丹尼索瓦人基因组相匹配，我们估计，这个未知的、与丹尼索瓦人发生过混血的古老型人类群体，与那个孕育了现代人的支系相分离的时间是在140万年到90万年前，而此种群对丹尼索瓦人的血统至少产生了3%～6%的贡献。由于我们对于人类突变率的知识还不足，以上估计的日期并不可靠。

然而，即使在突变率上存在着不确定性，我们还是可以很好地估计相对日期的。对于这个此前未知的也没有任何样品的古老群体，我们可以确信他们的分离时间大约是丹尼索瓦人、尼安德特人以及现代人之间的分离时间的两倍。我将他们称为“超级古老型人类”（superarchaic humans），这是因为他们代表了比丹尼索瓦人还要古老的人类分支。这就是一个所谓的“幽灵群体”——我们并没有这个群体完整血统的数

据，但是从他们对后来人的遗传贡献中，我们还是可以寻得蛛丝马迹，从而证明他们的存在。

“走出非洲”还是“走回非洲”

如果将考古学和遗传学的数据整合起来看，在过去的200万年里，我们确信至少发生了四次主要的人类种群大分离，而现代人及古老型人类都牵涉其中。

骨骼证据表明，人类第一次进入欧亚大陆是在至少180万年前发生的，这次重要的事件使得直立人走出了非洲。遗传学证据表明，第二次大分裂发生在140万年到90万年前，分离出了最终走向现代人的那个支系，还导致了超级古老型人类的诞生。我们有证据表明，超级古老型人类曾经与丹尼索瓦人的祖先发生过混血，我们也有理由相信，他们贡献了丹尼索瓦人非常独特的线粒体DNA。在线粒体DNA上，丹尼索瓦人与尼安德特人、现代人的共同祖先正好就是生活在这个历史阶段内。遗传学证据同样指出，第三次大分裂在77万年到55万年前发生，这一次，现代人的祖先和尼安德特人、丹尼索瓦人分离了。之后，在47万年到38万年前之间，丹尼索瓦人和尼安德特人完成了第四次大分裂。

以上这些遗传学上的日期取决于对突变率的估计，如果将来我们对这些突变率有了更精确的估计，这些日期也会随之发生改变。在遗传学日期和考古学记录之间建立整齐对应关系的尝试是一个陷阱，许多研究人员就因此让自己陷入了困境。每当我们对新突变发生的速率有了新的遗传学估计，原先的遗传学日期就得进行相应的调整，而原来的故事体系就得推倒重来。绝对的日期并不可靠，但是从遗传学的角度，我们的确可以对人群分离的顺序和人群的特异性等做出非常好的判断。

人们通常都认为，这四次大分裂都对应着从非洲起源的祖先种群向欧亚大陆扩张的过程。但真的只能如此吗？

现代人的非洲起源说主要来自以下事实：当代人类谱系上最深的那些分支都存在于非洲的采猎者之中，例如非洲南部的桑人、非洲中部的俾格米人等。最古老的、具备解剖学意义上现代人特征的人类遗骸，也是在非洲发现的，且可以追溯到大约30万年前。然而，这些针对当代人群所开展的遗传比较的工作，虽然能够指向非洲起源说，但只能用于探究过去几十万年中出现的人群结构，这也正是当代人群的祖先分化发展的大时间框架。而现在有了古DNA数据，我们面对的事实是，在人类谱

系上的4个最深的分支中，有3个都只能以在欧亚大陆上挖掘出的样本作为代表：尼安德特人、丹尼索瓦人，还有从西伯利亚丹尼索瓦人中觅得痕迹的“超级古老型人类”。

话说回来，这些最久远的人类谱系分支之所以都是在欧亚大陆上发现的，也许是因为科学家们所说的“确认偏倚”（ascertainment bias）[31]：几乎所有的古DNA分析工作都是在欧亚大陆上、而不是在非洲开展的，所以很自然地，新发现的支系都集中在这个区域内。如果哪天我们从非洲也能拿到足够多的古DNA序列，或许也能发现与现代人和尼安德特人相分离的新支系，比“超级古老型人类”还要历史悠久也说不定。

但是，另一种可能性也确实存在，现代人、尼安德特人和丹尼索瓦人的祖先们的确生活在欧亚大陆上，而他们是从最初走出非洲的直立人演化而来的。同时，后来又有一次从欧亚大陆到非洲的人类迁徙，而这些人回到非洲后成了现代人类祖先种群的奠基者（见图11）。这种理论的诱人之处在于其“经济性”：这样一来，除了能解释我们从DNA数据中看到的现象以外，还可以将非洲和欧亚大陆之间的人类迁徙次数减少一次。现在情况变成了这样：超级古老型人类，以及现代人、丹尼索瓦人和尼安德特人的祖先都发源于欧亚大陆，从而减少了两次“走出非洲”的人类大迁徙，这两次可以被一次后来的“走回非洲”所代替。也就是说，现代人类的共同祖先回到非洲安营搭寨，之后又走出了非洲。

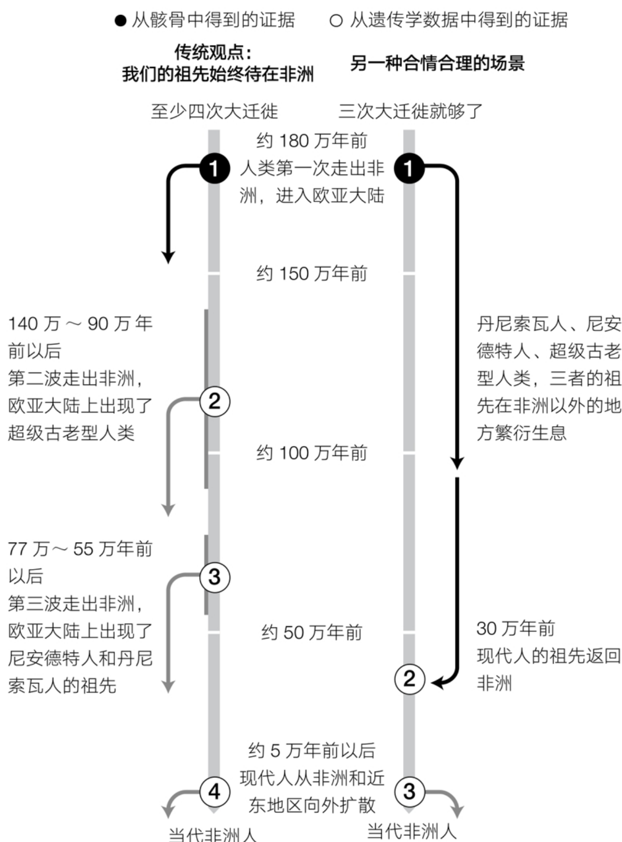


图11　现代人祖先是否一直待在非洲的两种猜想

现代人支系能否有可能在非洲以外的地方寄居了数十万年呢？传统观点认为，人类谱系始终是在非洲演化的。这意味着为了能够解释迄今发现的骨骼证据和遗传学数据，至少需要四次走出非洲的人类大迁徙。然而，假如我们的祖先从180万年前起就生活在非洲以外，一直到30万年前才回归非洲，这样就只需要三次大迁徙了。

经济性上的好处本身并不是一个证据。但重要的是，很多人早就不假思索地假设非洲是人类演化过程中所有重大事件的中心，而现在我们所看到的各种血统和融合的证据应该让我们对此假设产生怀疑。根据骨骼记录，在200万年以前的人类演化过程中，非洲发挥了毋庸置疑的中心作用。这一点我们很早就知道了，毕竟在人类出现之前的几百万年时间里，能够直立行走的猿类就已经生活在非洲了。我们也知道，在解剖学意义上的现代人的起源上，非洲也发挥着核心作用——从骨骼特征上来看，具备解剖学意义上的现代人特征是在30万年前左右在非洲出现的，而从遗传学证据上来看，过去5万年来现代人是从非洲和近东地区向外逐步扩散的。

但是，在200万年前和30万年前之间发生了什么呢？如果查看一下这么长的一个时间段，我们在非洲发现的人类骨骼并不明显比在欧亚大陆上发现的人类骨骼更靠近现代人的特征。[25]在过去的几十年内，有一种观点认为，由于200万年前我们的血统在非洲，30万年前以后我们的血统也在非洲，所以我们的祖先一定也是源自非洲。但是，欧亚大陆是一块如此富足、多样的超级大陆，看不到有什么根本性的原因会阻碍现代人的先辈们在这个重要的时期内寄居于此、繁衍生息，然后再回归非洲。

遗传学的证据告诉我们，现代人的祖先有可能曾经在欧亚大陆上度过一段相当长的演化时光。其实，这与玛丽亚·马蒂农－托里斯（María Martinón-Torres）和罗宾·丹尼尔（Robin Dennell）提出的理论是一致的。[26]他们的观点在考古学和人类学领域里属于少数派，但同样值得重视。他们认为，在西班牙阿塔普尔卡（Atapuerca）发现的有着100万年历史的“先驱人”（Homo antecessor），他们身上存在一系列的混合特征，表明他们来自一支现代人和尼安德特人的共同祖先种群。对现代人和尼安德特人的祖先种群来说，在100万年前待在欧亚大陆上，这可是一个相当古老的日期了。很多人相信，欧洲的尼安德特人源自走出非洲的一支祖先种群，同样，他们也会认为现代人和尼安德特人的祖先在100万年前还待在非洲。而将这些证据与针对石器类型的考古学分析结合起来，马蒂农－托里斯和丹尼尔所主张的是，从至少140万年前起到80万年前现代人和尼安德特人的最近共同祖先的出现，欧亚大陆上是可能存在着持续性的人类定居活动的，而就在80万年前以后的某个时间点，有一个支系迁徙回了非洲，并演化成了现代人。[27]考虑到新的遗传学证据，马蒂农－托里斯和丹尼尔的理论显得合情合理。

“走出非洲”假说至少有一部分的魅力来自它是一个简单化的假设，也就是说，非洲，特别是东非，一直是人类多样性的摇篮，也是各种新生事物起源的地方，而世界上的其他地方，都只是一个在人类演化上无甚建树的受体而已。但是，人类演化的主要事件，真的全部都发生在世界的同一区域吗？这么说的理由真的充分吗？至少遗传学的数据表明，许多古老型人类群体居住在欧亚大陆上，其中还有一些与现代人群体发生过混血。这鞭策着我们不断地质疑：为什么人类迁徙的方向一定是从非洲到欧亚，难道有时不能逆向而行吗？

迄今最古老的DNA

2014年年初，马蒂亚斯·迈耶、斯万特·帕博以及他们在莱比锡的同事们将人类“最古老的DNA序列”这个记录往前延伸了4倍。他们成功对一个有着超过40万年历史的海德堡人个体完成了线粒体DNA测序。该个体挖掘自西班牙胡瑟裂谷（Sima de los Huesos cave(32)）的一个13米深的井道底部，是当时发现的28具古代人类骸骨之一。[28]这些胡瑟裂谷骸骨具有早期尼安德特人的特征，所以当时参与挖掘的考古学家认为他们是尼安德特人的祖先，而且他们已经跟现代人的祖先分离了。在迈耶和帕博发布胡瑟裂谷人的线粒体DNA数据两年后，他们又发布了全基因组数据。[29]通过分析，他们不仅确认了胡瑟裂谷人属于尼安德特人支系，而且进一步发现，胡瑟裂谷人与尼安德特人而非丹尼索瓦人的关系更为密切。这些直接证据表明，尼安德特人的祖先至少在40万年前就在欧洲兴家立业，并且在那个时候之前，尼安德特人和丹尼索瓦人的支系就已经开始分离了。

但是胡瑟裂谷人的数据也有令人费解之处：他们的线粒体DNA与丹尼索瓦人的关系比与尼安德特人的更近，可全基因组数据又跟尼安德特人的最为密切。[30]看一下各个案例中全基因组和线粒体DNA比较的结果，如果只有这么一例不一致，那么这还有可能是由统计波动导致的。但实际上存在着两例不一致：胡瑟裂谷人的线粒体DNA是丹尼索瓦人的类型，而基因组的其他部分与尼安德特人更近；西伯利亚丹尼索瓦人的线粒体DNA与现代人和尼安德特人相比，其差异性是后两者之间差异的两倍，而基因组的其他部分也与尼安德特人更近。[31]这两个结果不太可能只是一个巧合，背后很可能还有更深层次的未解之谜。

也许“超级古老型人类”，也就是与丹尼索瓦人混血的那个支系，在欧亚人类历史上所起到的作用比我们原来想象的要重要得多。也许，在大约140万年到90万年前，这些“超级古老型人类”在与现代人的祖先支系分离后，就开始了跨越欧亚大陆的种群扩张，并逐渐演化出我们在丹尼索瓦人和胡瑟裂谷人身上发现的、古老的线粒体DNA支系。在这时间大约过去一半的时候，可能又有另外一个群体跟现代人的祖先支系分离，并蔓延到了整个欧亚大陆。这个群体或许已经融进了超级古老型人类之中，他们在欧亚西部为尼安德特人的祖先贡献了最多的血统；而在欧亚大陆东部，他们为丹尼索瓦人的祖先贡献的血统少了一些，但依然相当可观。这样的场景就可以解释在不同的群体中，为什么存在着两种深度分化的线粒体DNA。它也可以解释一个我尚未发表的奇怪结果：在研究现代人类、丹尼索瓦人和尼安德特人三者的最近共同遗传祖先出现以来的遗传变异的时候，我找不到证据证明有一个超级古老型人类只对

丹尼索瓦人有遗传贡献，却对尼安德特人毫无贡献。相反，我们观察到的模式表明，丹尼索瓦人和尼安德特人都从同一个“超级古老型人类”继承了部分血统，只不过丹尼索瓦人继承得更多罢了。

约翰内斯·克劳泽及其同事们提出了另一种理论。克劳泽的想法是，几十万年前，一个早期现代人类种群走出非洲，与类似胡瑟裂谷人的群体发生了混血，并取代了他们的线粒体DNA及基因组中的少量其他部分，最终产生了一个新的混合种群，并演变成了真正的尼安德特人。[32]这个想法貌似复杂，但它除了可以解释为什么尼安德特人的线粒体DNA和现代人的如此相近，但与胡瑟裂谷人和西伯利亚丹尼索瓦人的却差别很大以外，还可以解释很多表面上看起来互不相干的观察结果。它可以解释这样一个看似矛盾的事实：基于线粒体DNA的估计，现代人和尼安德特人的共同祖先生活的时间是47万年到36万年前[33]，而根据全基因组分析所做出的估计，两者的祖先相互分离的时间却是77万年到55万年前[34]。它也可以解释为什么尼安德特人和现代人都使用复杂的、非洲中石器时代的石器制造工艺，尽管有关这种类型工具的、最早的考古学证据是出现在遗传学上估计的尼安德特人和现代人分离时间的几十万年以后。[35]如果把塞尔吉·卡斯特拉诺（Sergi Castellano）和亚当·西佩尔（Adam Siepel）领导的一项研究加进来，该理论将最终变得更加有理有据。该研究表明，尼安德特人的祖先中有多达2%的血统来自一支早期现代人支系。[36]如果克劳泽的理论正确，那么就是这个支系将线粒体DNA传遍了整个尼安德特人群体。

无论这些模式的真正解释是什么，有一点很清楚，我们需要学习的东西太多了。5万年前，欧亚大陆上一派熙熙攘攘，至少从180万年前起，发源自非洲的各种人群就纷至沓来。他们分裂成了一个个姐妹群体，先是独自演化，有时又相互融合或者与新来的群体融合。这些群体中的大多数已经灭绝了，至少他们的“纯种”形式已经离开了人类的大舞台。根据骨骼和考古学的证据，我们已经知道，在现代人走出非洲之前，欧亚大陆上的人类多样性就已经够让人吃惊了。但是，自从我们有了古DNA后，我们才发现，原来欧亚大陆也是一片可以和非洲相媲美的人类演化的中心地带。在这种背景下，那些激烈的辩论，也就是现代人和尼安德特人在欧亚西部相遇的时候到底有没有发生过混血，看起来答案早就在意料之中了。结论确凿无疑，此类混血事件已经对如今数十亿人产生了不可磨灭的影响。欧洲是一个半岛，它只是欧亚大陆一个中等大小的末端而已。审视一下丹尼索瓦人和尼安德特人所拥有的广泛的多样性：西伯利亚丹尼索瓦人、南方丹尼索瓦人、尼安德特人，至少这三

个具有DNA证据的种群于几十万年前就彼此分离了。我们正确看待这些人群的方法是，把他们都当成一个松散的大家庭之中的成员，这个大家庭居住在广袤的欧亚大陆上，聚集了多种经过高度演化的古老型人类。

古DNA让我们得以洞察历史、挑战旧知、迎接新知。如果说，2010年发布的第一组尼安德特人基因组数据就像在知识的大坝上开启了一个小闸门，给我们带来了汩汩清流，那么，丹尼索瓦人基因组和随后的其他古DNA发现，就给我们带来了喷涌而出的新知识。我们以前早已习以为常的认知，已经被数据的洪流冲击得七零八落了。而且，这只是开始。



第二部分

人类的演化之路

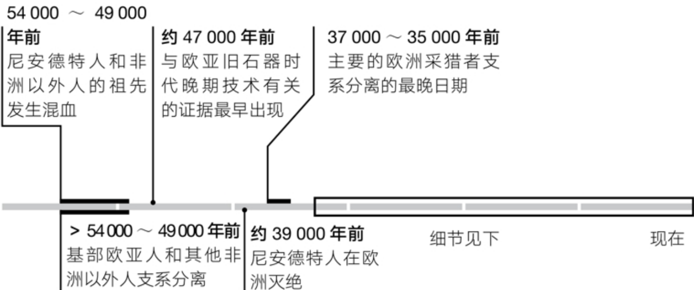
科学家在古 NDA 革命中发现，全球各地的人类都是多次人群迁徙、融合后诞下的混血儿。所谓“纯种”的祖先早已不见踪迹，他们只占据了我们的部分基因组，成了活在 DNA 里的“幽灵人群”。人类历史就是一个又一个人群分离与融合的大循环。

04

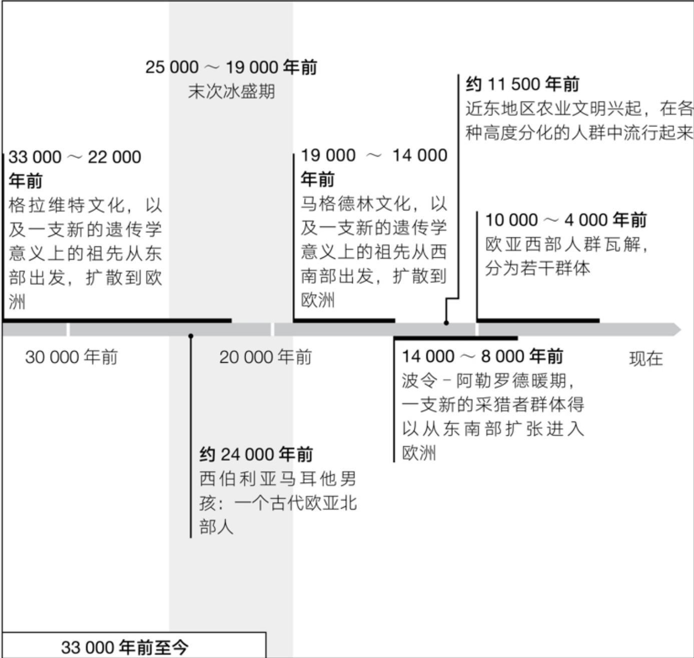
“幽灵人群”

第二部分

欧亚大陆上的现代人



54 000 ～ 49 000 年前
尼安德特人和非洲以外人的祖先发生混血
约 47 000 年前
与欧亚旧石器时代晚期技术有关的证据最早出现
37 000 ～ 35 000 年前
主要的欧洲采猎者支系分离的最晚日期
> 54 000 ～ 49 000 年前
基部欧亚人和其他非洲以外人支系分离
约 39 000 年前
尼安德特人在欧洲灭绝
细节见下
现在



25 000 ～ 19 000 年前
末次冰盛期
约 11 500 年前
近东地区农业文明兴起，在各种高度分化的人群中流行起来
33 000 ～ 22 000 年前
格拉维特文化，以及一支新的遗传学意义上的祖先从东部出发，扩散到欧洲
19 000 ～ 14 000 年前
马格德林文化，以及一支新的遗传学意义上的祖先从西南部出发，扩散到欧洲
10 000 ～ 4 000 年前
欧亚西部人群瓦解，分为若干群体
30 000 年前
20 000 年前
14 000 ～ 8 000 年前
波令 - 阿勒罗德暖期，一支新的采猎者群体得以从东南部扩张进入欧洲
现在
约 24 000 年前
西伯利亚马耳他男孩：一个古代欧亚北部人
33 000 年前至今

推断出了个“古代欧亚北部人”

面对生命的多样性，演化生物学家们禁不住采用了“树”的隐喻手法。查尔斯·达尔文在创立进化论的时候，曾写道：“同一纲中的所有生物的亲缘关系，有时可以用一株大树来表示……绿色的、生芽的小枝可以代表现存的物种……主枝分为大枝，再逐次分为越来越小的枝条，而当此树幼小之时，主枝本身就曾是生芽的小枝。”(33)[1]现存的种群是从过去的种群中孕育出来的，人类这棵大树扎根于非洲，每一个种群都是一个分支。假如“树”这种隐喻手法是正确的，那么任何一个种群在过去的任何一个时间点，都有单一的一个祖先种群。而且更重要的是，一旦一个种群分离出来，正如树枝与树枝之间无法重新再长到一起去一样，种群之间也不会发生融合。

紧随着基因组革命，新数据犹如雪崩一般涌来，此时如果再用“树”的概念来描述不同的现代人群之间的关系，我们就大错特错了。我最亲密的合作者，应用数学家尼克·帕特森，曾开发了一系列专门的统计学测试，以评估“树”模型是否能真实、精确地概括种群间的关系。如本书第一部分所描述的，这些测试中最重要的是四群体检验，它对基因组中成千上万的位置上每个个体的差异性进行检查。例如，在某个位置上，有些人是腺嘌呤（四种核酸或者说DNA“字母”中的一个），而有些人则是鸟嘌呤，这每一个差异都代表了历史深处的一次突变。如果我们将四个种群之间的关系用一棵“树”来表达，那么这四个种群的突变频率之间一定是一种非常简单的关系。[2]

对“树”模型进行测试，最自然的方法是先假设两个种群是从同一个分支上分离出来的，然后去测量这两个种群基因组中的突变频率。如果“树”模型是正确的，那么这两个种群在与其他两个关系较远的种群分离后，突变频率应当已经发生了随机变化，也就意味着这两对种群之间的突变频率差异应当具备统计学意义上的独立性。如果“树”模型是错误的，那么这两对种群之间的突变频率差异应当有某种相关性，也就意味着不同的分支之间存在着混血的可能性。四群体检验是我们的一个核心手段，它帮助我们证明了尼安德特人与非洲以外人的关系比与非洲人的关系更亲密，因此也就支持了尼安德特人和非洲以外的人之间必定存在着混血行为。[3]不过，证明了古老型人类和现代人之间存在着混血行为，仅仅是四群体检验所带来的诸多发现的一小部分。

在我的实验室里，四群体检验第一次大显身手是帮我们厘清了美洲原住民和东亚人之间的关系。过去人们普遍认为，美洲原住民和东亚人是从一个共同的祖先支系演化而来的“姐妹人群”，而这个祖先支系又是早先从欧洲人和撒哈拉以南非洲人的祖先支系那里分离出来的。测试结果却出乎意料，我们发现，在那些撒哈拉以南非洲人不携带的突变上，欧洲人与美洲原住民之间的血缘关系，比欧洲人与东亚人之间的血缘关系要更近一些。当然，有人会说：原因很简单，过去500年来，欧洲移民者一定把一些血统传到了美洲原住民那里嘛！但是，在每一个我们研究过的美洲原住民群体里，我们都发现了这种模式，也包括那些我们有十足把握没有掺杂过任何欧洲人血统的人群。同样，如果认为美洲原住民和欧洲人是从同一个祖先人群那里演化而来，而这个祖先人群又是在更早时候与东亚人的祖先分离，我们照样可以从测试数据中发现矛盾之处。所以，在描述人群关系的标准树模型里一定存在着某些根深蒂固的错误。

我们曾经就上述结果写过一篇论文，试着描述在美洲原住民历史上的一次混血事件：早在原住民祖先跨过亚洲和美洲之间的白令大陆桥之前，就发生过一次欧洲相关人群与东亚相关人群之间的融合。我们在2009年就提交了这篇名为《发生在美洲原住民身上的古代混血》（*Ancient Mixture in the Ancestry of Native Americans*）的论文，而且该文章的审稿状态已经进入“小修待定”。但直到现在，这篇论文还没有发表。

就在我们对这篇论文做最后润色的时候，帕特森发现了一些更离奇的事情，这使得我们意识到自己仅仅了解了故事的一部分。[4]为了能解释他的发现，我需要先描述一下我们发明的另一种统计检验——三群体检验（Three Population Test），用来检验一个“被试”人群是否携带有混血的信号。如果被试人群是由两个对照人群所代表的两个支系相互融合的产物，正如非裔美国人是欧洲人和西非人的混血人群一样，那么被试人群的突变频率就应该位于两个对照人群的频率之间。相反，如果这种混血并不存在，那也就不应该出现这种结果。于是，有无混血发生就会产生截然不同的模式。

当我们把“三群体检验”应用到广泛的人群上的时候，我们发现只要使用北欧人作为被试人群，检验得到的统计值就会是负值[(34)]，意味着北欧人的祖先曾发生过混血现象。我们使用了来自世界各地的50多个人群的数据，并尝试了所有可能的对照人群组合，我们发现当对照人群之一

是南欧人，特别是撒丁岛人，而另一个对照人群是美洲原住民的时候，混血的证据最为强烈。显然，美洲原住民对结果的影响最大，因为我们发现当使用美洲原住民作为第二对照人群的时候，比我们使用东亚人、西伯利亚人或新几内亚人时，结果都要显著得多。我们发现，居住在欧洲北部的人群，例如法国人，其祖先就是不同人群融合后的结果，而当时参与融合的人群之一，与当代美洲原住民拥有最多的共同血统，比任何其他现存的人群都多。

那么，我们该如何理解三群体检验和四群体检验的结果呢？我们提出的观点是，15 000多年前，有一个人群居住在欧亚大陆北部，但这个人群并不是当今居住在该地区的人群的主要祖先（见图12）。这个人群中有一些人向东迁徙、横穿西伯利亚。后来，就是那些继承了他们血统的人们，跨过白令大陆桥到达美洲，最终形成了美洲原住民。其他的人则向西方迁徙，为欧洲人的血统做贡献去了。这可以解释为什么当使用美洲原住民作为祖先人群的替代者，也就是三群体检验中的对照人群时，我们可以看到强烈的、指示欧洲人存在着人群融合现象的信号。而当使用西伯利亚原住民时，信号就没有这么强烈了。这有可能是因为西伯利亚原住民发源自一次冰河时代以后、时间上要近得多的、从东亚更南边出发进入西伯利亚的人类迁徙。

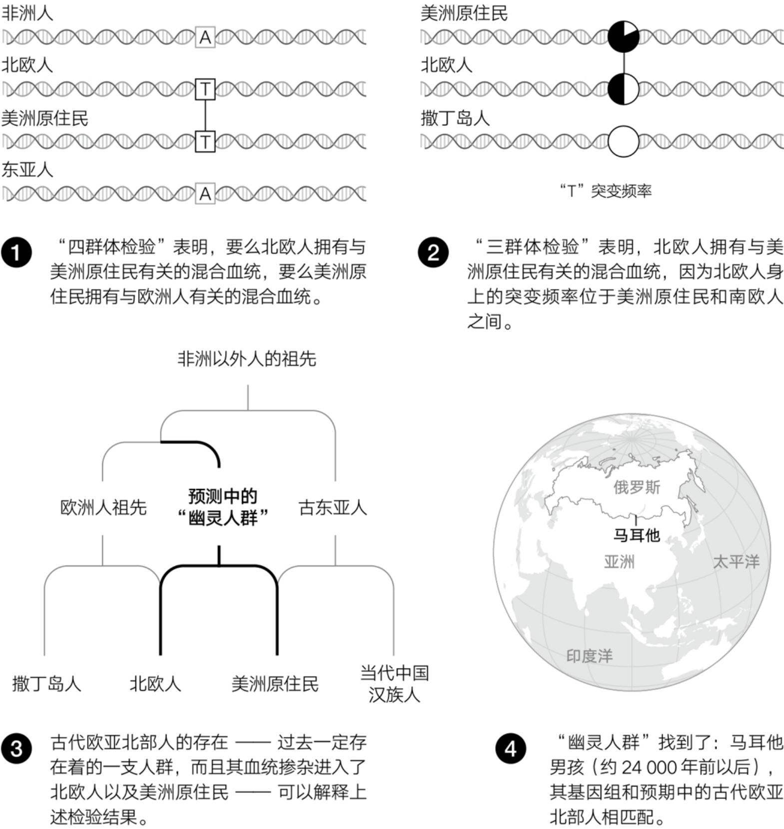


图12　找寻欧亚北部的“幽灵人群”

我们称这个新的人群为“古代欧亚北部人”（Ancient North Eurasians）。当我们提出这个概念的时候，他们已经是“幽灵”了，也就是说，我们可以基于统计重建来推断出这样一个人群的存在，但他们现在已经不再以纯种的形式存在了。毫无疑问，如果古代欧亚北部人生活在今天的话，他们可以被称为一个“种族”，因为我们可以在遗传学上证明他们完全不同于其他的欧亚人群，就像今天的“欧亚西部人”、“美洲原住民”和“东亚人”是不同的人群一样。尽管他们并没有留下任何“纯种”的后代，古代欧亚北部人实际上还是非常成功的。如果把他们为当代人类所贡献的遗传物质全部收集在一起的话，我们将看到他们可以解释数以亿计的基因组。总之，全世界将近一半以上人口的基因组中，都有5%～40%的比例来自古代欧亚北部人。

古代欧亚北部人的例子说明，“树”这种形象可以很好地类比物种之间的关系，也就是说，物种之间很少杂交，就跟真正的树枝在分叉之后

不会再长回去一样[5]，但拿它来类比人群间的关系就很不妥当了。基因组革命已经告诉我们，分久必合，历史上已经多次出现高度分化的种群再次融合在一起的现象了。[6]树不是一个好的比喻，或许用爬藤架子来打比方更为恰当：从古老的时代开始，各种不同的人群就不停地分叉，又不停地重新交织在一起。[7]

马耳他男孩

2013年底，艾斯克·维勒斯列夫（Eske Willerslev）及其同事们公布了从一个小男孩的骸骨中提取的全基因组数据。这个男孩是在西伯利亚中南部的马耳他遗址发现的，距今约24 000年。[8]马耳他男孩的基因组与欧洲人、美洲原住民有极强的亲缘关系，而跟今天居住在此地的西伯利亚人却比较疏远——这和我们预计的古代欧亚北部人的特征几乎一模一样。现在，马耳他男孩基因组已经成为古代欧亚北部人的原型样本（prototype sample）。古生物学家管这个叫“模式标本”（type specimen），也就是在科学文献中定义一个新发现的群体时所使用的个体。

马耳他基因组在手，拼图游戏里的其他碎片也就可以就位了。现在，我们不再需要当代人群的数据来重建那些很久以前发生的事情了。相反，借助从这个“幽灵人群”中直接提取出来的基因组，我们就有可能像回顾刚刚发生的事情一样，从中梳理出数万年前发生的人类迁徙和混血事件。过去我们只能从当代人类的数据中费力地辨认各种蛛丝马迹，而现在我们终于可以揭开历史的谜团了。马耳他基因组为我们带来的这些可能性，是我所知道的能够展现古DNA能力的最好例子。

对马耳他基因组的分析清楚地表明，美洲原住民从古代欧亚北部人身上继承了约1/3的血统，而剩下的都是从东亚人那里来的。就是这次人类大融合解释了为什么欧洲人在遗传学上更接近美洲原住民，而不是东亚人。还记得我们那篇没有发表的手稿吗？在那篇论文里，我们声称美洲原住民发源自东亚相关人群和欧亚西部人相关人群的混血后代，这点没错，但它并不是故事的全部；古DNA领域里的进展太过迅速，所以这篇论文还未发表就已经过时了。维勒斯列夫及其同事们的发现远远超越了我们仅基于现代人群数据所得出的结论。他们不仅证实了美洲原住民源于一次人群的融合（我们无法排除另一种可能情况[(35)]，所以没能做到这点），而且，他们还指出，这种融合其实只是一个更大的故事的一

部分。

当今，在非洲以外的几个大的人群其实都是大规模人群融合后的结果，这种认知与大多数科学家的预期是冲突的。在基因组革命之前，我本人抱着和大多数其他科学家一样的观点，也就是树大分枝、人大分家，现在的人群之所以从遗传学上看起来集结成簇，是因为在很久以前人类就出现了人群的分离。但实际上，我们今天看到的一簇簇的人群本身就是各种不同的早期人群相互融合的结果。我们从每一个人群上都可以检测出同样的模式：东亚人、南亚人、西非人、南非人等。人类历史上从未有过什么单一的主流人群，融合才是一直以来的主旋律。

基部欧亚人

整个2013年，我实验室里的约瑟夫·拉扎里迪斯（Iosif Lazaridis）就为一个实验结果苦恼不已。没有古DNA，这一结果就无法解释。

拉扎里迪斯试图要解释的，是一个奇怪的四群体检验结果。该结果表明，如果采用树模型，以下三个人群之间并无关联：东亚人、当代欧洲人，以及农业文明前的欧洲采猎者（大约8 000年前）。分析指出，平均来说，当代东亚人在遗传学意义上，与古代欧洲采猎者的祖先更为亲近，而与当代欧洲人的祖先则相对疏远。在此之前，古DNA研究已经证实，当代欧洲人的部分血统来自从近东地区迁徙到欧洲的农民，而我曾认为这些农民跟欧洲采猎者有着共同的祖先。拉扎里迪斯意识到，在某种程度上，第一批欧洲农民的祖先和欧洲采猎者的祖先是两拨人。肯定还有些什么好戏在等着上演！

拉扎里迪斯权衡了两种可能的解释。一种解释是，古代欧洲采猎者的祖先和古代东亚人之间曾发生过融合，使得这两者在遗传上更接近。欧洲和东亚之间并没有什么天堑，所以这是一种不可忽视的可能性。另一种解释是，为当代欧洲人贡献了大量血统的欧洲早期农民，其部分血统来自一支早期从欧亚大陆上的主要人群分裂出来的人群。这就会使得东亚人与当代欧洲人的相似性降低，而与农业文明前的欧洲采猎者更为亲近了。

马耳他男孩的基因组测序结果一出来，拉扎里迪斯马上就解决了他的问题。[9]他又采用多种组合进行了四群体检验。看起来，马耳他男孩和农业文明前的欧洲采猎者来自一个共同祖先人群，而这个祖先人群是在与东亚人和撒哈拉以南非洲人分离后兴起的。这些数据尚符合一个简单

的树模型。但是，当拉扎里迪斯把古代欧洲采猎者拿下，替换成当代欧洲人或者早期欧洲农民的时候，树模型就不匹配了。当今的欧洲人和近东人都是人群融合的产物：他们都携带着一个古老的欧亚人支系的独特血统，该支系在马耳他男孩、欧洲采猎者和东亚人相互分离之前就跟他们的共同祖先分离了。

拉扎里迪斯将这个支系称为“基部欧亚人”（Basal Eurasian），之所以这样命名，是为了表明在非洲以外人群的各个祖先支系的辐射演化过程中，该支系处于最深处的基部分支上。基部欧亚人是一个新的“幽灵人群”，如果以后代基因组的绝对数量来衡量的话，那么他们与古代欧亚北部人同样重要。在四群体检验中，如果人群间的关系符合一个简单的树模型，那么得到的统计值就会是零，通过观察实际检验结果与零值的偏差程度，我们可以推算出，这个新的“幽灵人群”给当代欧洲人和近东人贡献了约1/4的血统。同时，他们在伊朗人和印度人的血统中也占有类似的比例。

迄今还没有人能收集到基部欧亚人的古DNA。如今，这样的样本可是古DNA领域的圣杯啊！其地位就相当于在人们发现马耳他男孩之前古代欧亚北部人所处的位置。但我们知道，基部欧亚人一定存在。即便没有相关的古DNA，我们也已经从现有的样本中顺藤摸瓜，挖掘出了他们遗留下来的基因组片段，而这些已经足以告诉我们一些重要的事实了。

基部欧亚人的一个与众不同的特点是，与其他所有对当代非洲以外人群产生过遗传贡献的支系相比，他们身上只有很少或者压根就找不到尼安德特人的血统。2016年，我们分析了来自近东地区的古DNA，结果发现，对14 000年到10 000年前生活在该地区的人来说，基部欧亚人的血统约占50%。这个比例是当今欧洲人的两倍。如果我们把每一个个体里基部欧亚人血统所占比例和尼安德特人血统所占比例都绘制成图的话，我们就会发现，对一个非洲以外人来说，基部欧亚人血统越多，尼安德特人血统就越少。一个不携带基部欧亚人血统的非洲以外人，跟一个携带50%基部欧亚人血统的个体相比较，前者的尼安德特人血统是后者的两倍。利用外推法，我们可以推断100%的基部欧亚人血统就意味着0%的尼安德特人血统。[10]所以，不管尼安德特人与现代人的混血是在哪里发生的，这件事一定是主要发生在其他的非洲以外人与基部欧亚人分离之后。

有一个想法看似诱人：基部欧亚人代表了第二波从撒哈拉沙漠以北迁徙而来的现代人的后代，这次迁徙是在第一波迁徙之后很久才发生

的，而且只有第一波迁徙出来的现代人跟尼安德特人发生了混血。不过，这种想法是错误的，在大部分时间里，基部欧亚人和其他的非洲以外人群有着共同的历史进程，这其中就包括在5万多年前，所有的非洲以外人群的祖先都经历了一个群体规模较小的瓶颈阶段。另外，再让我们看一下1万多年以前居住在如今的伊朗和以色列的两个人群，尽管有遗传学证据清晰地表明这两者已经分离了上万年[11]，但是他们都各自携带着50%的基部欧亚人血统[12]，这更加清楚地证明了基部欧亚人在欧亚大陆上有着悠久的历史。这也表明了一种可能性，曾经有多支高度分化的基部欧亚人支系在古代的近东地区共存着，而且，在农业文明扩张之前，他们之间基本没有基因交流。基部欧亚人是人类遗传变异的一个主要且独特的来源，并且在相当长的时间里基部欧亚人还维持了多支亚群。

基部欧亚人看起来和其他的非洲以外人支系已经分离了数万年，那么他们曾经居住在哪里呢？在没有古DNA的情况下，我们只能推测了。他们可能旅居在北非，那里的生态环境与欧亚西部相近，而且由于撒哈拉大沙漠的阻碍，人们很难从非洲南部出发去往北非。今天，北非人的血统大部分来自欧亚西部的移民[13]，这使得这一地区的遗传学上的历史有些难以辨认。然而，考古学的研究发现，那里的古代文化似乎与基部欧亚人遥相呼应。例如，自从当今欧亚人跟与他们血缘关系最近的亲戚在撒哈拉以南的非洲分离开始，尼罗河流域就一直有现代人生活的痕迹。

纳图夫人（Natufians）可能会给基部欧亚人的家园所在地提供一个线索。纳图夫人是在14 000年前以后生活在近东的西南部地区的采猎者。[14]他们是已知的第一批定居生活的人类，尽管还是采猎者，但他们已经不再东奔西跑地寻找食物了。他们建起了大型的石头建筑，而且在其后代发展为成熟的农民之前，他们就已经积极地打理着当地的野生植物。他们的头骨以及石器风格都与同时代的北非人很相似，因此，也有人认为纳图夫人是从北非迁徙到近东地区的。[15]2016年，我的实验室公布了从以色列获得的6具纳图夫人遗骸的古DNA，并发现他们与早期伊朗采猎者一样，都携带有在近东人群里比例最高的基部欧亚人的血统。[16]不过，我们的古DNA数据还无法帮助确定纳图夫人祖先的生活地点，主要是因为在北非、阿拉伯半岛，以及近东的西南部等地区，我们都还没有找到任何当时其他人群的古DNA数据。而且，就算是纳图夫人和北非之间的遗传关系被确认了，那也不是故事的全部，因为我们还是解释不了为什么在古代伊朗和高加索地区的采猎者和农民身上，有着同样高

比例的基部欧亚人血统。

早期欧洲采猎者经历的五大事件

两个“幽灵人群”的相继发现，也就是古代欧亚北部人和基部欧亚人，让人觉得似乎用不着古DNA了，反正我们可以从现代人类的数据中预测出“幽灵”的存在。问题是，统计学重建的方法也只能走到这一步了。只看当代人的数据，我们除了能追溯到最近的混血事件，很难走得更远了。而且，人类是频繁流动的，仅分析后代的基因组，我们不可能找出祖先人群的居住地。然而，利用从“幽灵人群”个体身上直接提取出来的古DNA，我们就有可能在时间的长河里回溯得更久，甚至找出更多的“幽灵人群”。这正是马耳他男孩的基因组被测序了以后发生的事情。利用统计学，我们预测了马耳他男孩基因组的存在；而一旦我们拥有了属于他的实际的基因组序列，我们就能发现更久远的基部欧亚人。[17]

2016年，潘多拉盒子被打开了，一群古代“幽灵”打着转儿飞了出来。我的实验室收集了51个欧亚大陆上古老的现代人的全基因组数据，他们大多数来自欧洲，生活在45 000年到7 000年前。[18]这些样本的时间跨度涵盖了整个末次冰盛期（Last Glacial Maximum），也就是25 000年到19 000年前，这个时间段里，冰川覆盖了欧洲北部和中纬度地区，所有人都跑到欧洲的南部半岛去避难了。在我们的研究之前，针对这个时期只有从少数遗骸上获取的基因数据，得到的结果就像黑白照片一样，静态、单调。而利用我们的新数据，就可以重现这个时期。在我们的发现中，漫漫冰期依旧丰富多彩，各种人群的转变、替代、迁徙、融合屡次粉墨登场。

我们在分析古DNA的时候，常用的方法是将古代个体与当代个体进行比较，试图以现在的角度来侦测过去。但是，当付巧妹在我的实验室里从事这项工作的时候，上述方法对这些古代采猎者们并不奏效。在她所研究的这个时间深度下，当代人之间的差异与当时欧洲居民之间的差异相关性极低。所以，付巧妹需要找到一种让这些古DNA开口说话的方式。于是，她开始在这些古代个体之间进行比较。她先把样本划分为4个聚类，每个聚类里都包含着很多从考古学确定的日期以及从遗传学上来说都比较相似的样本，然后只要分析每个聚类之间的关系就可以了。也有某些样本，特别是最古老的一些个体，并没有被包含到任何一个聚类里面。

付巧妹就是以这样的方式，如庖丁解牛一般，把欧亚西部的现代人在最初的35 000年里所发生的故事分解成了5个关键事件（见图13）。

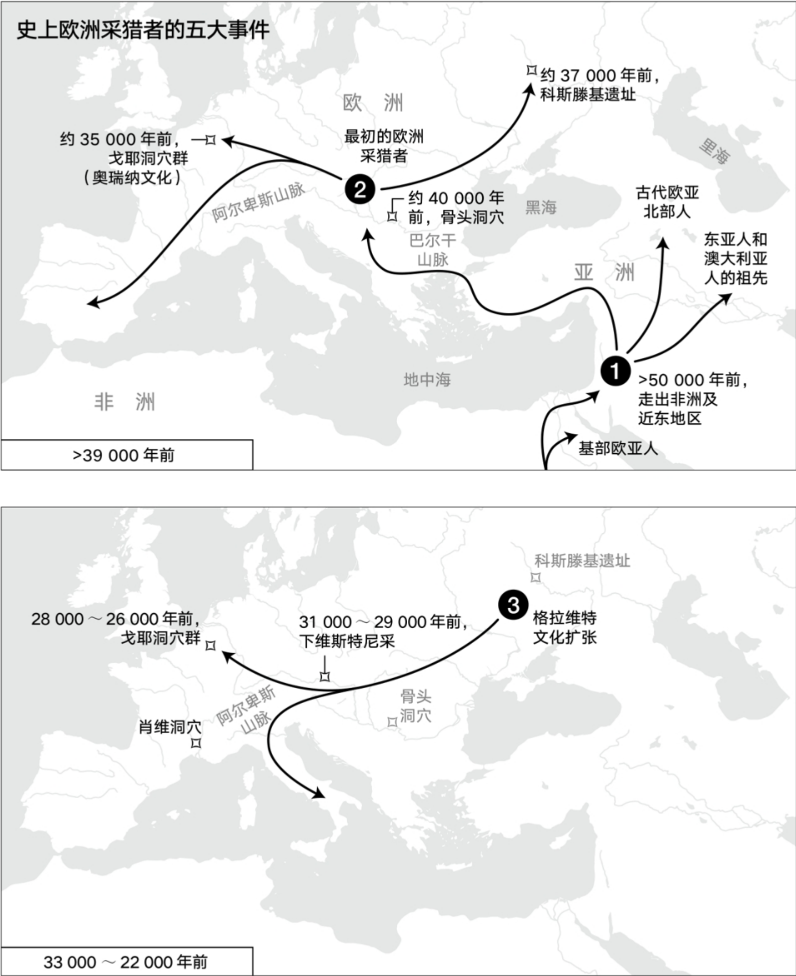
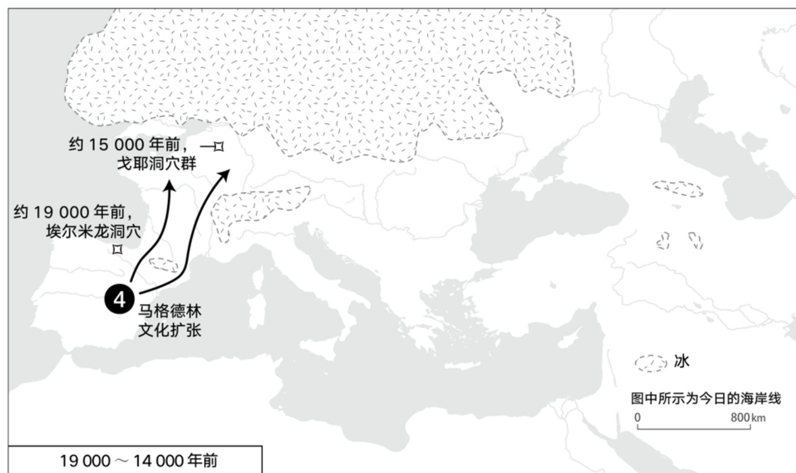


图13　史上欧洲采猎者的五大事件

（1）走出非洲和近东地区后，现代人的先驱们开始向欧亚大陆扩散。（2）在至少39　000年前，其中的一个群体创建了欧洲采猎者这个支系，随后他们顽强地生存了超过2万年，当中几乎没有什么磕磕绊绊。（3）最终，这支欧洲采猎者的缔造者们孕育出了一个东部的分支，并以此为基础向西进发。他们成功取代了原有的人群，却又被冰期的到来逼出了欧洲北部。冰盖的最大范围见右上图。





（4）冰川消退后，欧洲西部被来自西南部的人群重新占据，这个人群是一个已经繁衍生息了数万年的人群，他们与一个西欧偏远地区的、有着35 000年历史的个体有关。（5）第一次强暖期过后，随后来自东南部的人类大迁徙产生了更为深远的影响，不仅改变了西欧，而且还统一了欧洲和近东地区的人群。单看一个遗址就知道了，在比利时的戈耶洞穴群（Goyet Caves）中发现的古DNA的时间跨度有2万年之大，人群和文化的变迁同时在这里体现，奥瑞纳文化、格拉维特文化，还有马格德林文化等在此统统都有自己的代表。

事件一是现代人扩张进入欧亚西部。该事件的证据主要来自两个最古老的样本。一个是大约45 000年前的个体，其腿骨是在西伯利亚西部的一段河岸上被冲刷出来的。[19]另一个是大约有4万年历史的个体，其下颚骨在罗马尼亚的一个岩洞中被发现。[20]这两个个体与后来的欧洲采猎者之间的亲缘关系并不比他们与当代东亚人的亲缘关系更近。这一发现表明，他们属于现代人的先驱，起初大放异彩，但最后没有留下多少后代。此先驱人群的存在说明了这样一个道理：历史并不必然走向现在。

人类历史中充满了各式各样的死胡同，过去居住在某地的人群也未必是当今该地区居民的直接祖先。大约在39 000年前，一座位于如今意大利那不勒斯附近的超级火山爆发，在欧洲落下了据估计有300立方千米的火山灰，甚至将此事件前后的考古地层都给分开了。[21]在这一层火山灰之上，没有发现任何尼安德特人的遗骸和工具，这表明，由火山喷发而导致的气候突然改变有可能引发了多年的严冬，等于是加剧了现代人和尼安德特人的竞争，直接制造了一场危机把尼安德特人推向了灭绝。但尼安德特人并不是唯一的受害者，大多数在火山灰层之下出现过的现代人考古文化，在火山灰层之上的地层里也都变得无影无踪。很多现代人和与他们同时代的尼安德特人一样，也是突然消失了。[22]

事件二是欧洲采猎者支系的诞生和扩张。付巧妹的四群体检验结果表明，一个从欧洲东部发现的（当今的俄罗斯欧洲部分）、有着大约37 000年历史的个体[23]，以及一个从欧洲西部发现的（当今的比利时）、有着大约35 000年历史的个体，都属于一个对后来所有的欧洲人（包括当代欧洲人）做出了遗传贡献的人群。[24]付巧妹还证实，在37 000年到14 000年前的整个时期内，她所分析的几乎所有的欧洲个体都源自一个单一的共同祖先人群，而这个祖先人群从未与非欧洲人发生过混血。考古学家们也证实，火山爆发后，大概在39 000年前，一种现代人类的文化即奥瑞纳文化（Aurignacian）开始在欧洲蔓延，原有的石器制造技术也被替代了。所以，无论是遗传学证据还是考古学证据，都说明早期现代人的先驱们有过多次独立的、进入欧洲的迁徙活动，而这些先驱者们有的已经灭绝了，取代他们的是一种更加同质化的人群和文化。

事件三是创造了格拉维特文化（Gravettian Culture）的人群的到来。他们在33 000年到22 000年前占据了欧洲的大部分地区，并留下了撩人的女性雕像[(36)]、乐器和令人眼花缭乱的洞穴艺术。与奥瑞纳文化相比，这一时期的人们更加刻意地埋葬死者，所以我们可以得到更多的骸骨。从现今的比利时、意大利、法国、德国和捷克境内，我们都可以得到格拉维特时期的个体并从中提取DNA。尽管地理上比较分散，但从遗传学上来看他们都非常相似。付巧妹的分析指出，他们的大部分血统，跟在欧洲东部偏远地区发现的37 000年前的一个个体一样，都来自同一个欧洲采猎者的亚支系。而且格拉维特亚支系的人群后来向西扩张，取代了跟奥瑞纳文化相关、以来自比利时35 000年前的一个个体为代表的亚支系。因此，格拉维特文化的兴起所引发的手工制品风格的改变，是由新人群的扩张所驱动的。

事件四的信息是由一具来自西班牙的有着19 000年历史的骸骨传递出来的。他是最早发现的与马格德林文化相关的人群中的一员。这个人群在接下来的5 000年里，离开了他们温暖的避难所，向东北迁徙。他们追逐着逐渐退去的冰原，到达了如今的法国、德国等地。考古文化和遗传学的发现再一次吻合，两者的数据都说明，进入中欧的这些人并不是原先居住在那里的格拉维特人的直接后代。我们还发现了一个彩蛋：与马格德林文化相关的个体的大多数血统都来自之前与奥瑞纳文化相关的亚支系。这个亚支系的主要代表个体就是在比利时发现的那个35 000年前的个体。该个体相关的考古文物是奥瑞纳风格的工具，但人们发现，就在同一个考古遗址，该个体所代表的文化和人群被后来的格拉维特人所取代了。正如我们之前提到的，格拉维特人跟来自欧洲东部的人群有着类似的DNA。所以，这个跟奥瑞纳文化相关的亚支系，也是一个“幽灵群体”，它为马格德林文化相关人群贡献了部分血统。这也说明之前的奥瑞纳支系并没有彻底消亡，而是在某个角落里蛰伏着，可能是在西欧，一直等到冰期末期再次卷土重来。[(37)]

事件五发生在14 000年前，当时正是末次冰期过后的第一次强暖期，这次重大的气候变化事件也被称为波令-阿勒罗德暖期（Bølling-Allerød）。地质重构结果表明，在这个时期内，那道曾经延伸到地中海、靠近当今法国尼斯所在地的阿尔卑斯冰川墙，在挺立了接近1万年以后，终于融化了，将欧洲西部和东部隔开的屏障消失了。欧洲东南部，也就是意大利和巴尔干半岛的动植物大量涌入西南部。[25]四群体检验结果说明，人类也上演了类似的一幕。14 000年前以后，一群采猎者得以扫荡欧洲大陆，他们的血统与之前代表马格德林文化的那波人截然不同，而且他们在很大程度上将之前的马格德林人取代了。在37 000年到14 000年前这段时间里，所有生活在欧洲的人，都可能源自一个共同的祖先人群，这个祖先人群在更早以前就已经与当代近东人的祖先支系分离了。而到了14 000年前以后，西欧的采猎者们和当代近东人的血缘关系又一下子亲近了很多。这证明，在这个时期内，近东地区和欧洲之间一定有了新的人类大迁徙事件。

我们手头还没有来自欧洲东南部和近东地区的14 000年前的古DNA。因此，关于这个历史时期的人群迁徙，我们也只能猜测了。阿尔卑斯冰川墙融化后，欧洲南部那些熬过了冰河期的人出击了，并占据了整个欧洲大陆。[26]或许，还是这波人，向东扩张进入安纳托利亚，他们的后代则继续前行，抵达近东地区，并在这一地带促成了欧洲和近东地区的基因融合长达5 000多年。然后，就是农民们朝着相反的方向迁

徙，将近东人的血统再次带回了欧洲。

当代欧亚西部人是怎样炼成的

今天，在欧亚西部，也就是跨越欧洲、近东地区、大部分中亚地区的广大地域上，居住着一个遗传学上高度相似的人群。18世纪的时候，学者们就认同了欧亚西部人群在生理上的相似性，他们将这个地域的人分类为“高加索人”（Caucasoids），以区别于东亚的“蒙古人”（Mongoloids）、撒哈拉以南非洲的“黑人”（Negroids），以及澳大利亚和新几内亚的“澳大利亚人”（Australoids）。这些分类都是基于生理特征的。到了21世纪，全基因组数据的涌现，使得我们有了一个更有力的工具来对当代人群进行分类。

最初，全基因组数据似乎证实了一些旧的分类方法。对两个人群的遗传相似性进行测量的最常用方法是，计算两个人群的遗传突变频率的差异的平方，再对基因组中成千个相互独立的突变取平均值，最终得到一个精确的数字。通过这种方法能够看到，欧亚西部人群之间的相似性，往往比欧亚西部人和东亚人之间的相似性大7倍。如果把突变频率绘制在地图上，在欧亚西部，从面向大西洋的一面一直到中亚的草原，看起来都非常均匀。而在中亚地区却出现了一个陡峭的梯度变化，一直到了东亚地区才再次出现缓慢的变化趋势。[27]

当代的人群结构是怎样从历史上的人群结构演变而成的？2016年，我们和其他的古DNA实验室都发现，当代欧亚西部人群的形成是由食物生产者的扩张所驱动的。在12 000年到11 000年前，农业发祥于土耳其东南部和叙利亚北部，那时候当地的采猎者们就开始驯化动植物了，包括小麦、大麦、黑麦、豌豆、牛、猪和羊等，直到今天，它们依然是欧亚西部人依赖的主要食物来源。大约9 000年前，农业开始向西扩散到当今的希腊，而大致在同一时间它也开始向东扩散，到达了如今巴基斯坦的印度河流域。在欧洲，农业沿着地中海海岸向西扩散到了西班牙，向西北则沿着多瑙河流域延伸到了德国，最后一直传播到了北部的斯堪的纳维亚半岛和西部的不列颠群岛——这已经是农业经济能够开展的气候最极端的地区了。

人们一直在试图从近东地区获取古DNA的全基因组数据，想以此评估在考古记录中看到的变化在多大程度上是由人群的流动所推动的。但是一直到2016年以前，这些努力都失败了。原因是近东地区温暖的气候

加快了化学反应，从而加速了DNA的降解。幸好，有两个新的技术突破改变了困难的研究局面。第一个突破是马蒂亚斯·迈耶发明的一种方法，该方法可以从古人类遗骸提取的全部DNA中选择性地富集我们感兴趣的人类DNA部分。[28]这种方法将古DNA分析的性价比提升了1 000倍，而且也使得我们可以分析那些本来由于DNA含量太少而无法分析的样本。我们与迈耶一起改进了该方法，使其适用于大量样本的全基因组分析。[29]第二个突破是人们认识到颅骨的内耳部分，也就是颞骨岩部（petrous bone），跟其他的骨骼部位相比，保留着明显更高密度的DNA，每毫克骨粉中DNA的含量高出达100倍。在都柏林工作的人类学家罗恩·平哈西（Ron Pinhasi）进一步发现，在颞骨岩部里，最主要的DNA储存部位是耳蜗，一种蜗牛状的听觉器官。[30]在2015年和2016年，对颞骨岩部的古DNA分析突破了一个又一个障碍，使得我们终于可以第一次在温暖的近东地区获得古DNA。

通过与平哈西的合作，我们得到了44个近东人的古DNA，出土地点涵盖了大多数农业文明的摇篮所在地。[31]结果表明，在大约1万年前农业文明开始传播的时候，欧亚西部的人群结构和今天我们所看到的遗传学上的单一结构相差甚远。伊朗西部山区的农民，也许是世界上第一批驯养羊的人，直接遗传自之前此地的采猎者。同样，当今以色列和约旦的第一批农民主要源自纳图夫人采猎者，也是在他们之前该地区的居民。但是，这两个人群之间的遗传差异性还是很大的。我们和另外一个研究团队都发现[32]，近东地区西部（新月沃土区域，包括安纳托利亚和黎凡特）的第一批农民和东部（伊朗）的第一批农民之间遗传差异的程度，和当今欧洲人与东亚人的差异程度差不多。在近东地区，就像欧洲那样，农民的扩张不仅仅伴随着人口的流动，同时也伴随着不同人群之间的思想和文化传播。

高度的人群分化是1万年前广阔的欧亚大陆西部的一种基本模式，而我们在中东地区所观察到的，仅仅是一个具体实例而已。约瑟夫·拉扎里迪斯领导的一个分析项目就揭示了欧亚西部的这种基本模式。他发现在大约1万年前，欧亚西部至少存在着4个主要的人群——新月沃土区域的农民、伊朗农民、欧洲中部和西部的采猎者，以及欧洲东部的采猎者。虽然地理距离很近，但是这四个人群相互之间的遗传差异程度之大，就如同今天的欧洲人与东亚人之间的差异。那些热衷于根据血统来进行种族划分的学者，如果生活在1万年前，他们或许会把这些群体划分为一个个的“种族”，尽管这些群体繁衍至今早已没有了“纯种”的形式。

对动植物的驯化是一项革命性的技术，这种技术能支撑的人口密度比狩猎-采集时代高出很多。在农业技术的驱动下，近东的农民们开始往外迁徙，并与邻居人群发生了混血。农民们扩张的模式跟此前的采猎者有着非常大的不同。之前，欧洲采猎者在扩张的过程中常常是取代原住人群，并将其推向灭绝。而在近东地区，所有扩张的农民群体都与原住的人群相互融合，共同对以后的人群做出了遗传贡献。住在如今土耳其地区的农民走进了欧洲；住在如今以色列和约旦地区的农民则扩张到了非洲东部，他们对今天的埃塞俄比亚人有着最大的遗传贡献；与当代伊朗人有关的农民进入了印度以及黑海和里海北部的大草原。他们与当地人群通婚，建立了以畜牧业为基础的新经济，还促进了农业革命向世界各地蔓延，其中有些地方或许原本还是不适于农作物生长的荒地。不同的农业人群之间也互相融合，而且在5 000年前以后青铜时代的技术进步更是加速了这个进程。这就意味着，原来欧亚西部高度分化的遗传结构，在青铜时代的时候就已经坍塌到了如今非常低的遗传分化水平了。这也是一个非凡的例子，说明新技术——在这里，就是驯化技术——是怎样消除分歧、促进融合的，不管是在文化上，还是在血缘上。工业革命如此，我们当今的信息革命也是如此，在人类历史上，这样的例子并不鲜见。

我们通常认为的典型北欧人形象——蓝眼睛、浅色皮肤、金色头发，正是最鲜明生动的证据，证实了历史上高度分化的人群融合成当今的欧亚西部人这一重大事件。古DNA数据分析表明：8 000年前欧洲西部的采猎者的形象是蓝眼睛、深色皮肤和黑色头发，这种组合今天可相当少见。[33]欧洲最早的一批农民大多是浅色皮肤、黑色头发和棕色眼睛——当代欧洲人的浅色皮肤这下子找到出处了。[34]而已知最早的头发颜色突变成金色头发的例子来自一个古代欧亚北部人，出土于西伯利亚东部贝加尔湖区域，距今已经有17 000年了。[35]今天，这个突变在中欧和西欧有数不清的副本，而这可以溯源到一次进入欧洲的人类大迁徙。这次迁徙涉及一个携带有古代欧亚北部人血统的人群，关于这次事件，我们下一章再细谈。[36]

令人意想不到的是，通过展示“幽灵人群”及其与各种人群所发生的广泛的融合，古DNA革命正在激发新一轮的对“种族”概念的批判。过去的学者曾多次抵制这个概念，但由于缺乏科学上的铁证，效果一直不佳。[37]而通过展示在10 000年到4 000年前欧亚西部人群的遗传分界线跟当今的天壤之别，古DNA革命已经证明：现在“种族”分类根本不能反映所谓的“纯粹”的生物学单元。相反，当今人群的差别只是一种近期的表

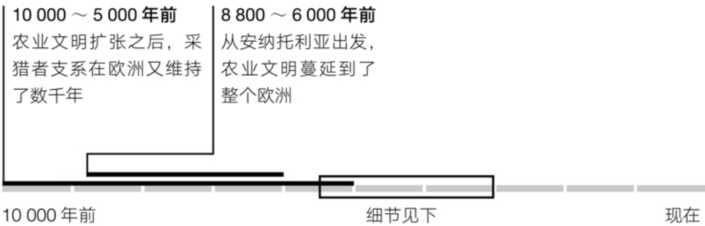
象，是由不断的人类融合和迁徙造成的。古DNA革命的发现还意味着，这种人群融合事件还将不断发生。融合是我们人类的本性，我们需要拥抱它，而不是矢口否认、掩耳盗铃。

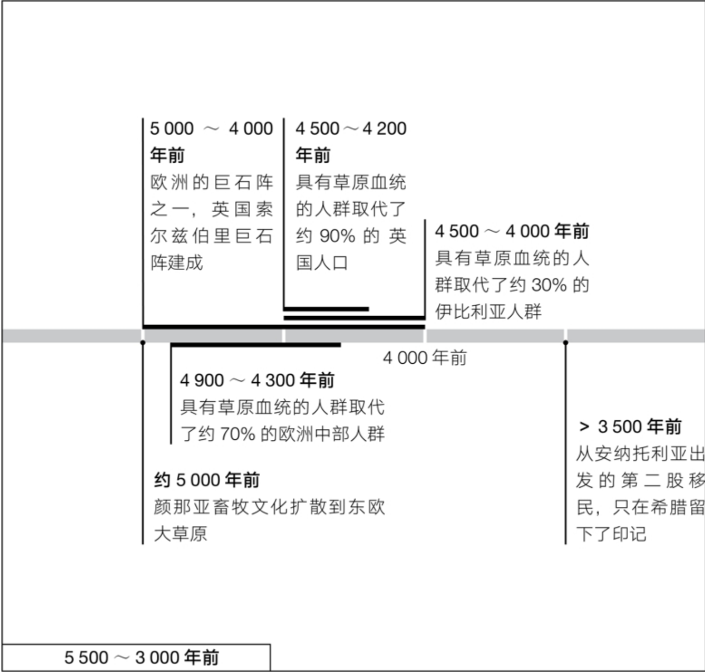
05

现代欧洲的形成

第二部分

欧洲的三支祖先人群是怎样走到一起的





奇怪的撒丁岛

2009年，由约阿希姆·伯格（Joachim Burger）领导的遗传学家们对来自欧洲古代采猎者和一些欧洲最早的农民的线粒体DNA进行了测序。[1] 尽管线粒体DNA只是基因组其他部分的几十万分之一，但它所容纳的变异已经足以将世界各地的人群划分为不同类型了。几乎所有的古代采猎者都携带着自己的一套线粒体DNA类型，而他们之后的农民身上的线粒体DNA类型只有几个百分点是与这些古代采猎者重合的，并且他们的DNA与当今居住在欧洲南部和近东地区的人更相像。很清楚，这些农民的血统并不是从欧洲采猎者那儿继承而来的。

然而，线粒体DNA只是基因组的很小一部分，之后进行的全基因组分析则给出了令人匪夷所思的结果。2012年，一组遗传学家对“冰人”（iceman）的基因组进行了测序。冰人是一具距今约5 300年的天然的木乃伊，于1991年在阿尔卑斯山一处融化的冰川中被发现（见图14a）。[2]由于寒冷的冰雪，他的躯体和装备都保存得很好，虽然历经了几千年，仍能向我们生动地描述他那时丰富多彩的文化。他的皮肤上留有几十处文身，穿了一件草制斗篷和一双缝制得很结实的鞋子，还带着一把铜斧和一个用来点火的工具包。他的肩部留着一个箭头，动脉也被撕裂了，这显示他可能是被射中后，跌跌撞撞地爬上了山口，却撞上了冰川坍塌。根据牙釉质中锶、铅和氧元素的同位素的含量判断，其比例和附近的山谷（同位素包含在地下水和植物中，来自当地的岩石）相似，所以他很可能就生活在那附近。[3]但古DNA数据显示，他最近的遗传学意义上的亲戚并不是当代的阿尔卑斯人，而是住在地中海里撒丁岛上的居民。

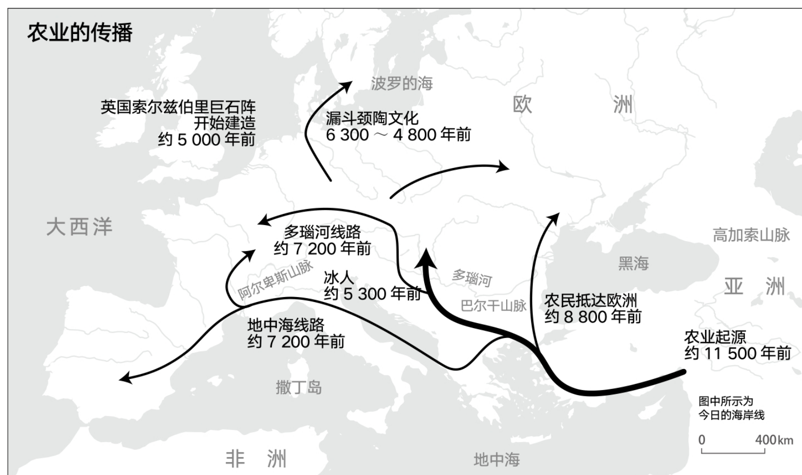


图14a　农业的传播

考古学和语言学为人类文化的深刻变革提供了佐证。考古学证据表明，大约11 500年到5 500年前，农业从近东地区扩展到了欧洲的西北偏远地区，并改变了整个地区的经济。



图14b　语言的传播

欧洲语言几乎全部是印欧语系的一部分，印欧语系是从大约6 500年前的一种共同的祖语（ancestral language）发展而来的（图中所示为罗马帝国前的印欧语系分布）。

这种与当代撒丁岛人的奇怪联系一再出现。在“冰人”基因组发布的同一年，乌普萨拉大学的蓬图斯·斯科格隆（Pontus Skoglund）、马蒂亚斯·雅各布松（Mattias Jakobsson）及其同事们发布了4个从大概5 000年前的瑞典个体上提取的基因组序列。[4]在此之前，一个主流的理论是，当时瑞典采猎者的直接祖先并不是已经在北欧（包括瑞典）生活了几千年的采猎者，而是一群转变了生活方式的农民，他们为了利用波罗的海

丰富的渔产资源改而从事狩猎 - 采集活动。但是古DNA的数据不支持这个理论，农民就是农民，采猎者就是采猎者，他们的遗传差异就跟当代欧洲人和东亚人之间的差异一样大。通过古DNA还发现，这些农民的血统又一次和撒丁岛人诡异地联系在了一起。

为此，斯科格隆和雅各布松提出了一个新的模型来解释这些发现——当农民们从近东迁徙进入欧洲的过程中，他们没有跟沿途遇见的采猎者发生混血。这个模型与卢卡·卡瓦利 - 斯福扎提出的农民扩张模型相差甚远。在这个新的模型出现之前，卡瓦利 - 斯福扎的模型一直处于主流地位，该模型着重强调了农民与当地的采猎者之间积极的互动和融合。[5]而新模型不仅可以解释5 000年前瑞典的采猎者和农民之间惊人的遗传差异，还可以解释这些古代农民和当代撒丁岛人之间的遗传相似性。当今的撒丁岛人应该是起源于大约8 000年前迁徙到该岛的农民人群，这些农民人群在很大程度上取代了当时住在那里的采猎者。由于撒丁岛几乎是与世隔绝的，后来欧洲大陆上发生的各种改写人群结构的历史事件，对岛上的农民后代都几乎没有影响。说到这儿，新模型很好地解释了5 000多年前的大多数欧洲人的遗传组成。但是，斯科格隆和雅各布松还想走得更远些，他们进一步提出，这两个来源，也就是采猎者和农民，可能贡献了当代欧洲人的所有血统。这样一来，他们的模型中就缺失了一个重要的事件。

建造巨石阵的人都去哪儿了

在2012年的时候，那个大问题，也就是当代欧洲人群的血统来源的问题，貌似已经被解决了。但是，有一个观察结果无法被当时的理论所解释。

那一年，尼克·帕特森发表了一个令人百思不得其解的三群体检验结果。在上一章我们讲到，他证实当代北欧人的变异频率处于南欧人和美洲原住民之间。他假设这意味着一个“幽灵人群”的存在，也就是古代欧亚北部人。15 000多年前，这个人群分布在欧亚大陆北部，并对两个人群产生了遗传贡献：一个是穿过白令大陆桥进入美洲的人群，一个是北欧人。[6]一年以后，艾斯克·维勒斯列夫及其同事们从西伯利亚获得了一个古DNA样本，该样本与预期中的古代欧亚北部人非常匹配。他就是我们说的“马耳他男孩”，其骨骼可以追溯24 000年前。[7]

古DNA分析告诉了我们两个发现：第一，古代欧亚北部人对当代北

欧人有遗传贡献；第二，本地的欧洲采猎者和外来的安纳托利亚农民存在着双向融合。那么怎样把这两个发现捏合到一起呢？等我们和其他人又拿到了一批8 000年到5 000年前的古DNA数据之后，细节变得更加扑朔迷离起来。这批数据的来源样本既包括采猎者，也包括农民。我们从中发现它们与双向融合模型吻合得相当好，但其中并没有任何古代欧亚北部人血统的证据。[8]后来一定有某些深层次的事情发生了——一定有一股新的移民改变了欧洲，而且就是他们把古代欧亚北部人的血统带来了！

2014年到2015年，研究古DNA的整个圈子，特别是我的实验室，接连发布了从200多个古欧洲人身上取得的数据，样本分别来自德国、西班牙、匈牙利和欧洲远东地区的草原，其中还包括了安纳托利亚的首批农民。[9]通过将这些古代个体和当代欧亚西部人进行比较，我实验室里的约瑟夫·拉扎里迪斯终于拨开了重重迷雾，梳理清楚了古代欧亚北部人的血统是怎样在过去5 000年里进入欧洲的。

一开始，我们采用的是主成分分析法[(38)]，它可以识别出能够最有效区分样本的突变频率的组合。在这个过程中，来自基因组中大约60万个不同位置的超高分辨率数据让我们受益匪浅，这比卡瓦利－斯福扎在他那本1994年的书中分析的基因组位置多了1万倍。[10]当年，卡瓦利－斯福扎就曾将遗传变异的主成分分析数据绘制在世界地图上以探索其中的意义，而我们现在可以做得更多。针对每一个个体，我们会根据他或她与两个主成分的相对位置在图上打一个点。就这样，我们为近800个当代欧亚西部人绘制了一幅散点图（见图15）。随后，上面就呈现出了两条平行线：左边的那条涵盖了几乎所有欧洲人，右边的那条则涵盖了几乎所有近东人，两条线之间则存在着明显的间隙。然后，我们把所有的古DNA样本也绘制到同一幅散点图上去，再去观察这些样本的位置随着时间推移而产生的变化。这就仿佛是延时摄影拍出来的一部视频，展示了欧洲过去8 000年来的历史，以及当代欧洲人群是如何从与自己的血统差异很大的人群中演变形成的。[11]

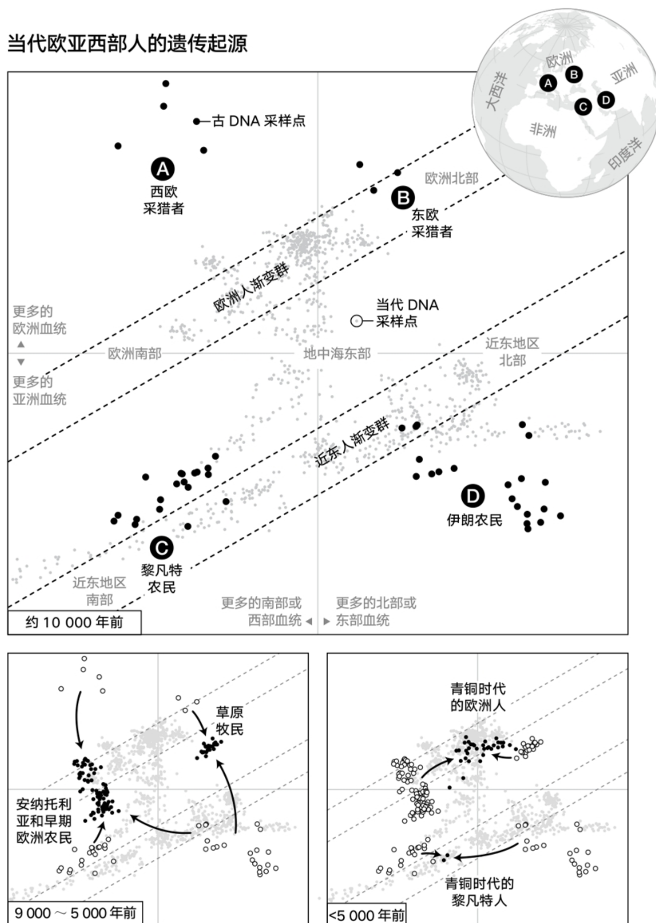


图15　当代欧亚西部人的遗传起源

该图显示了当代人类（灰色点）和古代欧亚西部人（黑色空心点）的遗传变异主成分分析结果。1万年前，欧亚西部是四个人群的家园，其相互之间的差异与当今欧洲人和东亚人的差异相仿。9 000年到5 000年前之间，位于欧洲和安纳托利亚西部的农民是西欧采猎者（A）、黎凡特农民（C）和伊朗农民（D）的混种。同时，5 000年前左右，黑海和里海北部草原上的牧民是东欧采猎者（B）和伊朗农民（D）融合的产物。在青铜时代，这些人群进一步融合，形成了与当代人血统类似的人群。

首先来看看采猎者，他们本身就是之前35 000年里一系列人群转变的产物（见上一章），最近一次这样的转变来自大约14 000年前从欧洲东南部出发的人类大扩张。这次扩张的结果是许多先前的居民被取代了。[12]在主成分分析中，沿着一根表征着欧洲和近东的差异性的坐标轴来看，当时居住在欧洲的采猎者落在了更远离近东人的位置。这也跟他们对当代欧洲人有遗传贡献，而跟当代近东人却没有什么亲缘关系是一致的。

再来看看第一批农民，他们生存于8 800年到4 500年前，居住在德国、西班牙、匈牙利和安纳托利亚。所有的这些古代农民都跟当今的撒丁岛人相似，表明一支农民的先驱人群可能迁出了安纳托利亚，并在希腊登陆，然后再扩散到西部的伊比利亚地区和北部的德国。在这个过程中，他们至少保留了迁出源头的90%的DNA，这说明他们在迁徙途中与采猎者只发生了最低限度的混血。然而进一步的研究发现事情并没有这么简单。我们还发现，生活在大约6 000年前、居住于希腊南部伯罗奔尼撒半岛的农民们似乎有另一个血统来源，此来源人群虽然也出自安纳托利亚，但不是上文中说的那支。再往前追溯，这个人群更多的是从与伊朗人相关的祖先那里演变而来的。所以，除了伯罗奔尼撒半岛以外，欧洲其他地方的农民才是那支来自安纳托利亚西北部的农民的后代。[13] 欧洲最早的农业兴起于伯罗奔尼撒半岛及其周边的克里特岛，但是当时那里的人类居然不使用陶器(39)。这使得考古学家们也不禁怀疑他们是来自另外的一次人类迁徙。[14]通过古DNA分析，我们发现的结果支持这个想法，并指出这个特殊的人群可能在历史上维持了数千年之久。

最后，我们还识别出在6 000年到4 500年前之间农民身上的一次新演变。在这些后期农民的许多个体身上，我们观察到他们的血统里多出了大约20%的采猎者成分，而这在早期农民身上是找不到的。这暗示着，老的定居者和新的迁入者之间的基因交流开始了，尽管这是在两者相遇的几千年后发生的。[15]

那么农耕文化和采猎文化是怎样共存的呢？漏斗颈陶文化（Funnel Beaker Culture）能给我们一些提示。这种文化得名于6 300年前的坟墓里出现的装饰性陶器。漏斗颈陶文化发源于波罗的海沿岸几百公里宽的一片地理区域。第一波农民并没有造访这里，可能是因为他们的农耕技术还不适应北欧的黏重土壤吧。正是由于难以耕作的环境使得农民们无意入侵，再加上波罗的海周围地区丰富的渔业和狩猎资源可以支持传统的狩猎采集生活方式，北部的采猎者们得以多出了一千余年的时间来适应农业文明。他们先是从南边的邻居那里接收了家畜，然后是农作物，但还是保留了很多他们作为采猎者的元素。漏斗颈陶文化的所有者就来自那些建造了各种巨石阵的人。这种集体墓穴是用巨大的石头制成的，每一块都需要几十号人才能挪得动。考古学家科林·伦福儒（Colin Renfrew）认为，巨石建筑本身就是一个边界，分开了南部农民和由采猎者转变而来的农民——这是一种宣称领地的方法，目的是昭告自己与众不同的人群和文化。[16]

遗传学数据恰好记录了农耕人群和采猎者人群之间的互动，它不仅揭示了两者的融合后代人群，还表明了不断有新的农民个体加入到这个融合人群中。在6 000年到5 000年前这段时间里，欧洲北部的基因池中大都充斥着农民的血统，然而偏偏在大量的、与安纳托利亚农民有关的血统中，混入了一小撮恰到好处的、与采猎者相关的血统，于是采猎者文化的精髓得以保留下来。正是这样的人群融合，造就了陶器工匠们，还有许多其他熏陶在漏斗颈陶文化下的同时代的欧洲人。

这个时候的欧洲已经到达了一个新的平衡点。纯粹的采猎者们渐行渐远，他们的势力范围只剩下一些孤零零的地方，例如瑞典南部的岛屿。在欧洲东南部，定居下来的农民们已经发展出了到那时为止最为等级化的社会。而且，如考古学家玛丽亚·金布塔斯（Marija Gimbutas）所描述的那样，这些农民所举行的各种仪式都是以女性为中心的——这和后来以男性为中心的仪式截然不同。[17]在孤悬海外的大不列颠岛上，巨石阵的工匠们勤勤恳恳地建造出了前无古人的、最伟大的人造纪念碑：索尔兹伯里巨石阵（Stonehenge）。从人们不惜从英国最偏远的地方所带来的物品来看，这个地方已经成了一个众人朝圣的场所。建造巨石阵的人们，还有他们同时代的人，为神邸修建庙宇，为逝者构筑墓穴，然而，在大兴土木的同时，他们却不可能知道，几百年之内他们的后代就将荡然无存，土地也将被蹂躏殆尽。从古DNA中看到的一个不同寻常的事实是：就在5 000年前，现存北欧人的主要祖先，还没有踏上这片土地呢！

横空出世的颜那亚人

从中欧延伸到中国的欧亚草原绵延了大约8 000公里。考古学证据表明，在早于5 000年前的日子里，远离草原河谷的地方都人迹罕至，原因是在河谷之间的地带里，既没有农业所需要的足够的雨水，也很少有畜牧业所需要的水坑。而欧亚西部草原(40)则是各种当地文化的大杂烩，每一种文化都有自己的陶器风格，星星点点地分布在有水的地方。[18]

大约5 000年前，建立在牛羊畜牧业的基础之上的颜那亚文化（Yamnaya Culture）横空出世，改变了这一切。颜那亚人是从早先在草原及其外围地区形成的多种文化中脱颖而出的，他们能比前人更有效地利用草原上的一切资源。从欧洲的匈牙利到亚洲中部的阿尔泰山麓，颜那亚人驰骋在辽阔的大地之上，抹平了大多数地方原有的文化特色，

并用清一色的生活方式取代了它们。

有一项发明极大地推动了颜那亚文化的扩张，那就是轮子。至于轮子是在哪里发明的，这个问题似乎没人知道，因为轮子一经出现，它就像野火一样蔓延到了整个欧亚大陆。轮子出现的时间，至少在颜那亚文化兴起的几百年前。马车或许是颜那亚人从他们南边的邻居那里取经得来的，这邻居就是位于黑海和里海之间的高加索地区的迈科普文化（Maikop Culture）。在欧亚大陆上的很多像迈科普这样的文化中，轮子都起着重要作用。但是对草原居民来说，轮子的作用是颠覆性的，因为它开启了一种全新的经济和文化。只要把牲畜拴在马车上，颜那亚人就可以带着水、辎重和牲畜在开阔的草原上一起游荡，而且许多以前的禁地现在也可以长驱直入了。还有另外一项革新技术——马的使用。马刚刚在欧亚草原东部被驯化不久，就开始在颜那亚人这里大展身手了：一个骑着马的人所能管理的牛群规模，比起一个步行的人不知大了多少倍。(41)于是，颜那亚人的生产效率突飞猛进。[19]

在很多草原考古学家那里，颜那亚人所发起的深刻的文化变革了然于目。草原的土地使用强度不断提升，与此同时，永久定居点则几乎全军覆没——颜那亚人留下的建筑物几乎全部都是坟墓，也就是那种被称为“库尔干坟头”（Kurgan）的大土丘。有时候，随人一起下葬的还有马匹和马车，这再次凸显了马在颜那亚人的生活中的特殊地位。轮子、马，这两样东西如此深切地改变了经济的运行方式，以至于在颜那亚人的生活里，村落已经消失了。人们就这样在古代版的“房车”里过着流动、漂泊的生活。

在2015年的古DNA数据大爆发之前，大多数考古学家都不大相信与颜那亚文化传播相关的遗传改变会跟考古学记录里的改变一样剧烈。即便是大卫·安东尼（David Anthony），一位主张颜那亚文化在欧亚大陆历史中发挥了变革性作用的考古学家，也不敢断言该文化的传播是由人类的大迁徙所推动的。相反，他提出，在大多数情况下，颜那亚文化是通过模仿和改变宗教信仰等方式进行传播的。[20]

但是遗传学不这么认为！同样是在约瑟夫·拉扎里迪斯的带领下进行的DNA分析表明，颜那亚人体内隐藏了以前在中欧地区从未出现过的血统组合。当代欧洲人的血统中，除了来自早期欧洲农民和采猎者的成分外，还缺了那么一种类型，而这恰恰就是颜那亚人的基因。[21]除此以外，从古DNA的数据中我们也可以得知，颜那亚人本身是如何从其先辈那里一路演化过来的。我们观察到，在7 000年到5 000年前的这段时间

里，有一个人群持续不断地涌入欧亚草原，源头指向南方，因为这股人呈现出了与古代及现代的亚美尼亚人、伊朗人之间的亲近遗传关系。最终，亚美尼亚人和伊朗人的血统按照大约1:1的关系在颜那亚人体内沉淀了下来。[22]这次迁徙会不会经过了黑海和里海之间的高加索地峡地区呢？这个猜测是有根据的，沃尔夫冈·哈克（Wolfgang Haak）、约翰内斯·克劳泽及其同事们已经证明，一直到了颜那亚文化之前的迈科普文化时期，北高加索地区的人群还保留着这种类型的血统。

其实，能够找到迈科普人或者在他们之前就生活在高加索地区的人对颜那亚人有遗传贡献的相关证据并不奇怪。毕竟，迈科普文化对颜那亚文化产生了很大影响。除了马车技术以外，上文中说到的库尔干坟头，也是颜那亚人从迈科普文化那里接收过来的，而库尔干坟头也是今后几千年草原文化的标志之一。与伊朗人和亚美尼亚人相关的血统对迈科普地区进行的渗透也是有据可查的。研究表明，迈科普地区的物品深受南方美索不达米亚地区（两河流域）的乌鲁克文明（Uruk civilization）的影响。由于南方地区的金属资源贫乏，乌鲁克文明与迈科普人之间有着频繁的贸易和交流，这一点从在北高加索地区人类定居点内发现的、来自乌鲁克的货物可以看出。[23]但不管文化传播的过程怎样促进了人口的变动，颜那亚人一经形成，他们的后代就开始向四面八方扩张了。[24]

草原人闯入中欧

大约5 000年前，也就是在草原血统进入欧洲中部的前夕，这一地区人们的血统基本上有两个来源：大部分是从9 000年前起开始进入欧洲的、来自安纳托利亚的第一批农民，少部分是欧洲本地的采猎者，两者曾发生过混血。同样，也是在5 000年前左右的欧洲远东地区，颜那亚人的遗传结构则呈现了不同的血统来源：一个与伊朗人有关的人群，加上一个欧洲东部采猎者人群，两者的比例差不多。在这个时候，欧洲农民和与颜那亚人有关的人群大融合正蓄势待发。

草原血统给欧洲中部带来的影响体现在一种古老的文化形式上，这就是考古学家们所说的绳纹器文化（Corded Ware Culture）。这种文化得名于一种手法：在陶罐的软黏土表面上用细绳压印出装饰性的花纹。从大约4 900年前起，绳纹器文化的工艺特征开始广为传播，从瑞士到俄罗斯欧洲地区都有它的存在。古DNA数据表明，在绳纹器文化之初，

与当代欧洲人有相似血统的个体在欧洲开始出现了。[25]尼克·帕特森、约瑟夫·拉扎里迪斯和我一起开发了一种新的统计学方法，并基于此得到了一个估算结果：在德国发现的、与绳纹器文化的陶器埋葬在一起的个体，有3/4的血统来自颜那亚人，而剩下的部分来自先前居住在这个区域的农民。我们同时发现，自此以后，草原血统就一直留在了欧洲北部的所有后续考古文化中，一直到现在的所有现代北欧人。

看！遗传学数据解决了一个考古学上长期争论的难题：绳纹器文化和颜那亚文化到底是什么关系？这两种文化有很多惊人的相似之处，例如大型墓葬、大规模利用马匹和畜牧业，还有以男性为中心、崇尚暴力的文化——这点从他们的坟墓中找到的大槌子或者斧锤中可以得到证明。同时，两者之间又有诸多不同，尤其是陶器风格完全不同。绳纹器文化传承改进了先前中欧地区陶器的一些主要元素。无论如何，遗传学表明，绳纹器文化和颜那亚文化之间的联系就是大规模的人口流动的结果。至少从遗传学意义上讲，绳纹器文化的创造者，就是颜那亚人往西延伸的分支。

从绳纹器文化的陶罐上折射出从草原到中欧的人类大迁徙，这可不是什么干巴巴的学究成果。无论从政治上还是从历史上，这个发现都足以引起震荡。早在20世纪初期，德国考古学家古斯塔夫·科辛纳（Gustaf Kossinna）就作为首批拥趸之一，表述了一种理念：凡是在历史上曾在大的地域范围内扩散过的文化，都可以根据其文物在风格上的相似性加以认定。他还进一步将考古学意义上的文化等同于种族，第一次提出了可以用物质文化的传播来追踪古代的人类迁徙活动。他把这称为“聚落考古学”（Settlement Archaeology，德语为siedlungsarchäologische Methode）。在把讲德语的区域和绳纹器文化的地理分布图叠放在一起后，他声称德国人和日耳曼语的文化根源就是绳纹器文化。在《德国东部边疆：德国人的家园》（*The Borderland of Eastern Germany: Home Territory of the Germans*）一文中，他提出，因为绳纹器文化覆盖了波兰、捷克斯洛伐克和当时俄罗斯西部的疆域，所以德国人拥有道德上的权利来宣示对这些地区的主权。[26]

这些思想大受纳粹的拥护。尽管在纳粹上台之前科辛纳就已经于1931年去世了，但他的学术成果还是被拿出来作为纳粹宣传的材料和他们向德国以东地区提出领土要求的理由。[27]而科辛纳所提出的“考古学记录的变化归根结底可以用人类迁徙来解释”的信念也很受纳粹青睐，因为这符合纳粹种族主义的套路，而且很容易演绎成只有天生优越的人才能

推动这样的迁徙。第二次世界大战后，欧洲的考古学家们开展了拨乱反正的工作，肃清了考古学领域的纳粹因素，对科辛纳及其同事的论点进行了批判，着重强调那些通过本地自创或是模仿而来的、与人群迁徙并无干系的物质文化变迁。他们对任何援引人群迁徙来解释考古记录变化的举动都充满戒心。今天，考古学家们的共识是，人类迁徙只是历史上文化变迁的诸多解释之一。很多考古学家仍然坚称，如果在某个遗址里发现了文化特征的重大变化，他们首先应该假设这些变化反映了思想的交流或是自发的创造，没必要一开始就扯到人口流动上去。[28]

所以，只要有一点将绳纹器文化和人类迁徙相提并论的风吹草动，就会警铃大作，毕竟前车之鉴摆在那里：科辛纳和纳粹都曾不遗余力地试图以绳纹器文化为基础框架来建构一个德国的国家身份。[29]2015年，当我们在提交某份论文的最后关口，一位提供骨骼样本的德国考古学家写了一封信给所有的作者："我们必须（！）避免……被人拿来和古斯塔夫·科辛纳的'siedlungsarchäologische Methode'相比较！"后来，他和几位撰稿人辞去了作者的身份，甚至没有等到我们对论文的修改。最终，我们修改的论文中突出了我们的发现和科辛纳的文章之间的差异，着重强调了以下内容：我们认为绳纹器文化从东方而来，而与此相关的人群以前在中欧地区并不存在。

其实，在20世纪20年代，就已经有一位与科辛纳同时代的考古学家对此提出过真知灼见。他就是戈登·柴尔德（V. Gordon Childe）。[30]在第二次世界大战后，出于对纳粹滥用考古学的反击，人们对任何与人类迁徙有关的观点都采取了一种矫枉过正的怀疑态度，因此他的意见才被束之高阁。[31]到了今天，我们所发现的颜那亚人和绳纹器文化之间的遗传学关联，已经将古DNA颠覆性的力量展现得淋漓尽致。古DNA除了可以证实历史上的人类流动，还可以记载大型的人群替代事件。而如果没有古DNA的帮助，甚至没有哪个现代考古学家，哪怕是对人类迁徙最深信不疑的人，敢于提出这种规模的人群替代事件的假说。我们能打开坟墓、挖到文物，再把绳纹器文化之名赋予某些特定的人群，但只有当亲眼看到草原血统和这些人群之间的遗传关系的时候，我们才会知道这不是假说，而是有据可查的事实。

草原人口稀疏，欧洲中西部人口稠密，前者的牧民凭什么取代了后者的农民呢？考古学家彼得·贝尔伍德（Peter Bellwood）认为，一旦欧洲已经形成了密集定居的农业人口，其他的群体迁入时，由于在人口数量上与本地人相形见绌，他们已经不可能再制造人口灭减事件了。[32]如

果要做个类比的话，看看英国或者莫卧儿王朝，两者都对印度次大陆实施了长达几百年的统治，但是他们在今天的印度人身上都没留下什么血统。有道理！然而，古DNA不折不扣地告诉我们，在4 500年前，在欧洲的确发生过大规模的人群替代。

那么，这批具有草原血统的人如何能对人类业已定居的地区产生这样大的影响呢？一种可能的答案是，原本住在那里的农民并没有占据欧洲中部的全部经济领域，这就给草原人提供了扩张的可乘之机。尽管从考古学证据中很难估计出人群的规模，但还是有人估计过2 000年前以前的北欧人口数，结果是大约为现在的1%，甚至是更少。这反映出当时的农耕技术效率较低，婴儿死亡率较高，缺乏高产的农作物，更不用说没有农药和化肥相助。[33]当绳纹器文化抵达的时候，中欧的很多耕田尚被原始森林包围着。但根据丹麦和其他地方的花粉记录表明，在这段时间内，北欧很多地区都从局部森林变成了草原，说明绳纹器文化的新来者们很可能干了很多砍伐森林的活儿，把地貌改造得与家乡的大草原更为相似了。也许，草原人就是这样独辟蹊径，为自己开辟出了一片本地农民想都没想过的新天地。[34]

关于草原人是怎样在欧洲扎下根来的，还有第二种可能的解释——而且又是一种如果没有古DNA帮助的话，人们打死也编不出来的答案。艾斯克·维勒斯列夫、西蒙·拉斯马森（Simon Rasmussen），与考古学家克里斯蒂安·克里斯蒂安森（Kristian Kristiansen）合作，萌发了从来自欧洲和草原的101个古DNA样本中寻找病原体的想法。[35]在7个样本中，他们发现了鼠疫杆菌的DNA。鼠疫杆菌会引起黑死病，据估计在大概700年前曾导致欧洲、印度等地区1/3的人口死亡。如果在样本的牙齿上能够发现鼠疫杆菌的痕迹，那么基本可以肯定他就是死于此病。通过基因测序，他们发现在最早的鼠疫杆菌基因组中缺乏几个关键的基因，而这些基因使得这种疾病可以通过跳蚤进行传染，即所谓的腺鼠疫（bubonic plague）。但是，发现的基因组的确携带了可以导致肺鼠疫（pneumonic plague）的基因，所以当时这种传染病就像流感一样，是通过打喷嚏、咳嗽来传播的。从随机挑选的多处墓穴中，相当一部分都发现了鼠疫杆菌的痕迹，说明这种疾病曾在草原上流行。

有没有可能，草原人已经染上了鼠疫，而且还拥有了免疫力？然后他们把鼠疫传染给脆弱的中欧农民，使他们数量骤减，从而为绳纹器文化的传播扫清了道路？如果真是这样，那就太有讽刺意味了。1492年以后，美洲原住民的数量大幅减少，一个很重要的原因就是欧洲移民所传

播的疾病。这些移民祖祖辈辈在长达数千年的时间里都生活在农场动物的附近，对很多疾病有了一定的免疫力，但是美洲原住民以前很少接触驯养的动物，对类似疾病的抵抗力非常差。那么，5　000年前以后，由于东部而来的鼠疫，北欧农民的人口数量会不会以同样的方式出现了断崖式的下降？草原人在欧洲的扩张之路，会不会就是这样铺就的？

英国陷落

这波草原人冲过欧洲中部后，继续前行。从大约4　700年前开始，钟杯文化（Bell　Beaker　culture）[(42)]迅猛扩张。它的起源地大概是今天的伊比利亚地区。这个时候，距绳纹器文化涌入欧洲中部已经过去几个世纪了。钟杯文化得名于在欧洲西部广大地区迅速盛行的钟形杯状器皿，与之一同传播的还有装饰性的纽扣、弓箭手使用的护腕等。在世界各地，锶、铅和氧等元素的同位素比例都是不同的，研究不同地区的这些同位素的比例，人们可以了解人和物的流动情况。对考古学家来说，通过研究人类牙齿的同位素组成，他们发现某些钟杯文化的拥有者已经搬迁到了离出生地几百公里远的地方。[36]在大约4　500年前以后，钟杯文化扩张到了英国。

关于钟杯文化的扩张，一直有一个悬而未决的问题，那就是：这种扩张到底是由人类迁徙驱动的，还是由思想传播导致的。在20世纪初期，人们意识到钟杯文化的巨大影响，催生出了一个具有浪漫主义色彩的民族概念“宽口陶器人”（Beaker　Folk），认为就是这个民族起到了传播推广新文化，或许还有凯尔特语的作用——这对狂热的民族主义思潮不啻又是一剂强心针。但是，第二次世界大战以后，就跟绳纹器文化一样，这种观点已经不受欢迎了。

2017年，我的实验室成功从200多具骨骼上收集到了全基因组古DNA数据，这些个体都与欧洲各地的钟杯文化有关。[37]伊尼戈·奥拉尔德（Iñigo Olalde），一位博士后科学家，通过数据分析发现，从遗传学的角度来看，来自伊比利亚地区的个体，很难与那些原先居住在那里，但并没有以钟杯文化风格下葬的先民区分开。但是，在中欧地区与钟杯文化有关的个体就大不一样了，他们的血统大部分来自草原，也有极少部分共享了来自伊比利亚地区、与钟杯文化有关的个体身上的血统。所以，与绳纹器文化不同，在钟杯文化传播的初期，主要的推动力是思想的交流，而不是人类的迁徙。

然而，一旦钟杯文化跨出了第一步，借由思想的传播到达了中欧以后，人类迁徙就开始发挥越来越大的作用了（见图16）。我们分析了几十个在钟杯文化抵达英国之前的样本，其中没有一例可以找到草原血统。但是在4 500年前以后的每一例古代英国人的样本中，我们都能发现大量的草原血统，而且他们与伊比利亚人没有任何特别的亲缘关系。从草原血统的比例来看的话，如果把来自英国的几十个个体与从英吉利海峡两岸各式钟杯文化墓穴中发掘出来的骸骨放在一起，就会发现他们在DNA上非常接近。在这个时期里，从欧洲大陆扩散到英伦诸岛的移民们所带来的遗传影响是永久性的。在属于钟杯文化之后的青铜时代的骸骨里，只要是在英国和爱尔兰[38]出土的，我们就能从中发现：除了10%的血统是来自本地农民以外，其余的90%都来自涉及钟杯文化的人，例如与荷兰钟杯文化有关的人。这又是一次人群替代事件，其剧烈程度至少不逊于绳纹器文化扩张时的那一次。

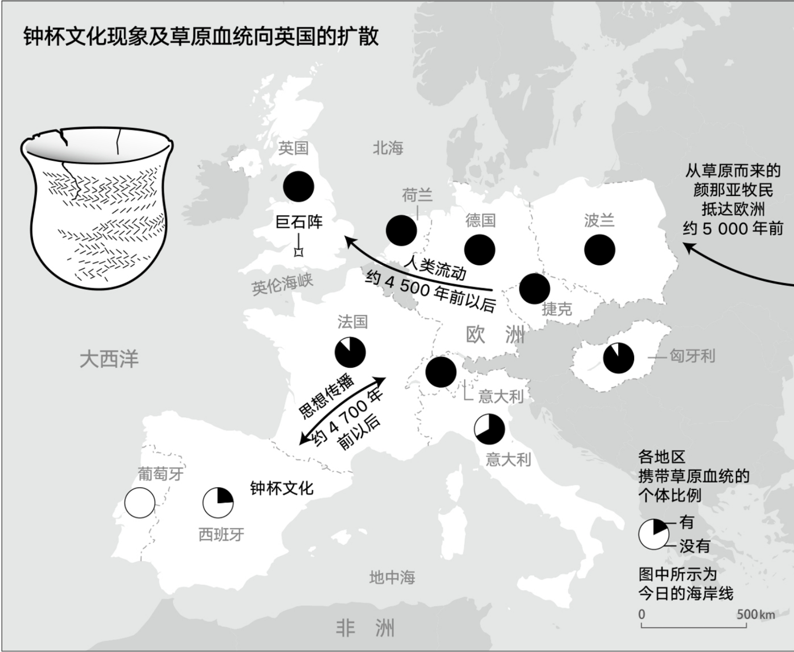


图16　钟杯文化现象及草原血统向英国的扩散

钟杯形陶器在中欧和当今的西班牙、葡萄牙地区之间传播，其主要方式是思想的交流，而非人类的迁徙。从血统模式的差异性上可以反映出来这一点。然而，钟杯形陶器扩散到英伦诸岛，则伴随着人类的大迁徙。这点基于以下事实：在英国建造了巨石阵的那群人中，有90%被来自欧洲大陆的人替代了，前者身上并不携带颜那亚血统，而那些替代者都拥有颜那亚血统。

事实证明，“宽口陶器人”的说法对解释钟杯文化在整个欧洲的传播

并不正确，但对英国来说它是适用的。在探索史前文化变迁的这个领域里，古DNA数据已经开始起到了寻幽探微、鞭辟入里的作用。受这些成果的鼓励，有几位考古学家已经跟我提起了他们的猜测，也就是钟杯文化可以被视作一种古老的宗教，它能将不同背景的人集结在新的世界观下，就像熔炉一样，促进了草原血统及相关文化在欧洲中部和西部的融合与传播。针对这一点，在一个匈牙利的钟杯文化遗址上，我们发现了直接的证据：看起来这种文化对各种不同血统的人都是开放、包容的，在所有埋葬于此、具有钟杯文化背景的个体身上，其草原血统的比例从0到75%的情况都能找得到，而75%的比例就和与绳纹器文化相关的个体差不多了。

是什么让实践钟杯文化的人们迅速地蔓延到欧洲西北部，甚至还击败了先前建立起来的、高度发展的文化？在考古学家们的眼里，钟杯文化、绳纹器文化、颜那亚文化三者风马牛不相及，但考虑到这三者都涉及了草原血统从东向西的大扩张，或许在它们各自张扬的特征之下，还隐藏着什么共同的、本原的东西？

几个彼此相隔几百公里远的文化之间可能存在着某些共性，这种推测一定会让科学家和考古学家们觉得别扭。但是别忘了，如果把颜那亚文化、绳纹器文化和钟杯文化这三种考古学上差异很大的文化放到一起，假如没有遗传学的发现，要是有任何人宣称这三者可以共享一种新的世界观，那么他一定会被斥为异想天开。现在不同了，我们知道这些文化与人类大迁徙有关，有一些还取代了之前的文化，这些都证明人类的迁徙有着深远的影响。同时，我们也需要重新审视一下语言的传播，语言本身就是文化传播的直接体现。今天，几乎所有的欧洲人都说着相近的语言，这说明一度有过一种新的文化，而且曾在欧洲强势传播。那么，从古DNA中，是否可以找到一个人群，他们在扩散的同时将某种公共的语言传遍了欧洲大地？

印欧语系的起源

史前历史中的一大谜团就是印欧语系的起源问题。今天，印欧语系涵盖了位于几乎整个欧洲、亚美尼亚、伊朗和印度北部的一群密切相关的地方性语言。近东地区则缺了一大块儿，过去5 000年来，印欧语系只在它的外围打转，而最早的文字就是在那里发明的[43]。

第一个注意到印欧语系内部相似性的人是威廉·琼斯（William

Jones），他是英属印度加尔各答的一名法官，从学生时代就学过希腊语和拉丁语。后来他又学习了一种印度古代的宗教语言，也就是梵语。1786年，他写道："梵语不管多么古老，它的结构是令人惊叹的，它比希腊语更完美，比拉丁语更丰富，比二者更精练，但是与它们在动词词根方面和语法形式方面都有很显著的相似性，这不可能是偶然出现的。这种相似性如此显著，没有一个考察这三种语言的语言学家会不相信它们同出一源，只是这个源头可能已不复存在。"[(44)][39]两百多年过去了，学者们仍然对这些高度相似的语言是如何在如此广袤的土地上发展起来的心存困惑。

1987年，科林·伦福儒提出了一个理论，试图对印欧语系如何形成当今的分布态势给出一个统一的解释。在他的著作《考古与语言：印欧语系起源的谜团》（*Archaeology and Language: The Puzzle of Indo-European Origins*）中，他认为，在今天欧亚大陆如此广阔的范围内，语言的同质性可以用同一个事件来解释：9 000年前以后，从安纳托利亚出发的、传播农业文化的人类扩张。[40]他的观点植根于这样一种理念，即农业给安纳托利亚人带来了经济上的优势，使得新的人群得以大量扩散到欧洲。从人类学的角度来看，重大的人类迁移是小型社会实现语言变更的必要条件，所以，像印欧语系的传播这样影响深远的现象，极有可能是由大规模的人类迁徙推动的。[41]但是，由于在考古学上找不到好的证据证明之后又有大规模人口迁入欧洲，而且一旦在某个区域建立起了密集的农业人群，就很难想象另外的群体如何能再找到立足之地，所以伦福儒和他的追随者们就得出结论：可能就是农业文明的扩散将印欧语系带到了欧洲。[42]

鉴于他当时掌握的数据，伦福儒的逻辑非常令人信服。但是针对他的结论，也就是他认为的安纳托利亚农业文明的扩散为因、印欧语系的传播为果，古DNA的研究结果已经提出了质疑：5 000年前以后，又有一波人口向中欧地区大量流动，并带来了绳纹器文化。伦福儒先设立了这么一个基本原则：农业进入欧洲之后，不可能再有一次人类迁徙的影响力大到可以引起语言的变更。然后，伦福儒构建了"安纳托利亚假说"，而且吸引了大批拥趸。但是，理论总是需要建立在数据基础之上的，而数据表明，颜那亚人也对人口起到了重大影响——实际上，在当今的北欧，最重要的单一血统来源是颜那亚人或者与颜那亚人关系紧密的群体。这说明，颜那亚人的扩张过程中，很可能同时将一种新的语言传遍了欧洲。过去几千年来，印欧语系在欧洲广泛存在，而且与颜那亚人有关的人类迁徙比农业文明的扩散从时间上看要近得多，这使得我们

不能小觑以下的可能性：至少在印欧语系中的某些语言，甚至是全部，是由颜那亚人传播的。[43]

安纳托利亚假说的主要对手是“草原假说”，也就是印欧语系是从黑海与里海北部的草原上传播而来的。在没有遗传学数据之前，支持草原假说的最好的论据是由大卫·安东尼提出的。他表明，如果印欧语系的共同起源早于6 000年前，那么绝大多数当代印欧语系中的共享词汇就不可能保持一致性了。他主要的发现是，所有印欧语系的现存分支，除了最早独立的安纳托利亚语（已经灭绝，如古赫梯语）以外，都保留着与车子（wagon）有关的共享词汇，如车轴（axle）、轭具杆（harness pole）、轮子（wheels）等。安东尼解释说，今天所有印欧语系的语言，从印度东部到大西洋西岸，都源自一个使用马车的古代人群，而这人群的历史不可能比6 000年更长，因为我们从考古学证据中可以知道，6 000年前轮子和马车还正在传播呢！[44]仅这一条规则，就把在9 000年到8 000年前发生的安纳托利亚农业扩张给排除在外了。显然，现在最好的候选者是颜那亚人，因为在大约5 000年前，轮子和马车都已经广为使用了，而颜那亚人非常依赖这两者。

如果我们针对欧洲和印度都评估一下草原假说的可能性，也就是说，这些草原牧民的迁徙规模大到足以将已经定居的农业人群替换掉，而且同时带来了一种新的语言，那么，从表面上看，这种说法放在印度身上一定不靠谱。印度和欧亚大草原之间隔着阿富汗山区的崇山峻岭，而欧洲则没有这种屏障。然而，这些草原牧民们的确克服了艰难险阻，冲进了印度。在下一章中我们将看到，在印度，几乎每一个人的血统都是两个高度分化的人群混血后的结果，而其中一个血统的一半就直接来自颜那亚人。

虽然遗传学数据指出了颜那亚人在印欧语系传播中所起到的核心作用，并决定性地扭转了局势，有力地支持了某些修正过的草原假说，但是有个问题还是没有解决：原始印欧语的发源地在那里，也就是在颜那亚人大力推行这些语言之前，到底是什么地方的人在说原始印欧语？人们从赫梯帝国和与其邻近的古代文化中复原出了4 000年前的泥板，在解读出了上面的安纳托利亚语之后，发现它并没有与当今的印欧语系语言共享与马车、轮子有关的一整套词汇。迄今为止，来自安纳托利亚的古DNA数据也没有呈现出和颜那亚人类似的草原血统（这里说的只是间接证据，赫梯人自己的古DNA数据还没有发布）。不过，这倒是提醒了我，很有可能，第一个开口说原始印欧语的人群居住在高加索山脉以南

区域，也许就是今天的伊朗或者亚美尼亚一带，原因是来自那里的古DNA和我们预期中相吻合——这是颜那亚人和古安纳托利亚人的共同源头。如果这种假设是真的，那么就是这个预期中的人群派遣了一个分支去了欧亚大草原，在那里和草原上的采猎者以1:1的比例混血，从而演变成了颜那亚人，还派遣了一个分支到了安纳托利亚，形成了说赫梯语或类似语言的人的祖先。

对一个局外人来讲，DNA能够在和语言有关的争论中起到一锤定音的作用，这似乎有些不可思议。当然，DNA没办法告诉我们人们使用的是何种语言。但是，遗传学能告诉我们人类迁徙是何时发生的。只要有人类流动，就会有文化的互动。换句话说，通过追踪人类的迁徙，就有可能追踪到潜在的文化和语言传播。而通过对迁徙路径的去伪存真，古DNA终于帮助人们打破了几十年来关于印欧语系起源的争论始终相持不下的僵局。现在，安纳托利亚假说已经丧失了最好的证据，而最常见的草原假说也必须要加以修正，后者认为，印欧语系的所有成员，包括古安纳托利亚语，最初的起源地都是草原。遗传学、考古学，还有语言学，三者的融合正处在与时俱进、推陈出新的关键阶段，其中DNA一定会起到中流砥柱的作用。

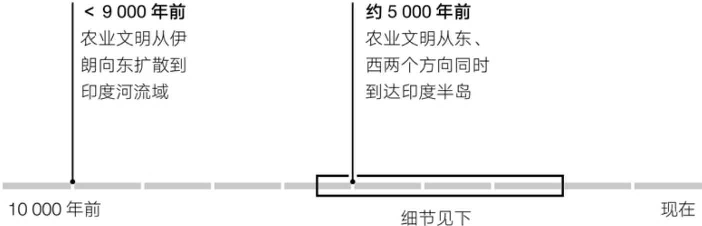
古DNA革命的发现总是能对人类的迁徙提供颠覆性的、崭新的知识。这同时也表明，在这项新技术之前，我们对人群迁徙和形成的知识都少得可怜。从19世纪以来，那些认为印欧人或者“雅利安人”（Aryans）是某个“纯种”群体的看法，虽然只是一个假象，却经常煽动起民族主义情绪。[45]关于凯尔特人（Celts）、条顿人（Teutons）或者某个群体是不是纯种的“雅利安人”的争论也会时不时地冒出来，而这对纳粹种族主义来说则是火上浇油。有时候，遗传学数据所反映出来的观点看起来似乎是在为虎作伥，例如，一个单一的有着独特遗传背景的人群起到了传播多种印欧语言的作用。但实际上，数据真正所揭示的是，所谓纯正血统的说法极大地误导了以往的讨论。不管说原始印欧语的人是住在近东地区还是东欧地区，颜那亚人这支在世界范围内传播印欧语系的主力军，都是一个混血后的人群。那些践行绳纹器文化的人们则是进一步混血后的产物，而那些与钟杯文化有关的欧洲西北部的人们更是经历了再次的人群融合。古DNA已经勾勒出了多个高度分化的人群之间迁徙、融合的主要脉络，同时也证明这种迁徙、融合在塑造人类史前文明的过程中，起到了关键性的作用。如果还有人想追求所谓“纯净血统”的神话，那就是对铁一般的科学事实悍然不顾了。

06

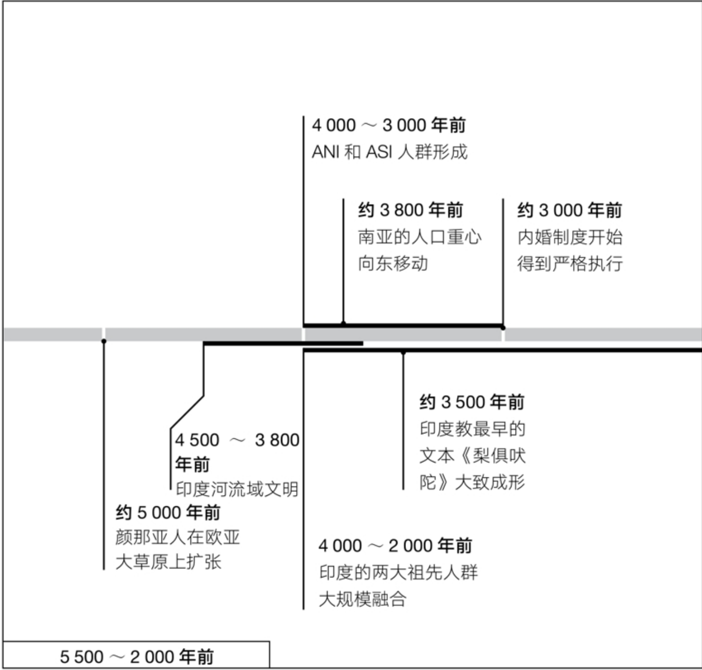
碰撞中诞生的印度

第二部分

南亚人群的历史



< 9 000 年前
农业文明从伊朗向东扩散到印度河流域
约 5 000 年前
农业文明从东、西两个方向同时到达印度半岛
10 000 年前
细节见下
现在



4 000 ～ 3 000 年前
ANI 和 ASI 人群形成
约 3 800 年前
南亚的人口重心向东移动
约 3 000 年前
内婚制度开始得到严格执行
约 3 500 年前
印度教最早的文本《梨俱吠陀》大致成形
4 500 ～ 3 800 年前
印度河流域文明
约 5 000 年前
颜那亚人在欧亚大草原上扩张
4 000 ～ 2 000 年前
印度的两大祖先人群大规模融合
5 500 ～ 2 000 年前

印度河文明的衰落

在印度教最古老的著作《梨俱吠陀》（*Rig Veda*）(45)中，战神因陀罗（Indra）乘着马拉战车，冲向那些污秽的敌人达萨人（dasa），并捣毁他们的堡垒（pur）。因陀罗所保卫的，正是雅利阿（arya）或者说雅利安人的土地和水源。[1]

《梨俱吠陀》是在4 000年到3 000年前之间以古梵语形成的，在经历了约2 000年的口口相传之后，它才以文字的形式记录下来。这点跟希腊的《伊利亚特》和《奥德赛》很相似，这两部著作都是在几百年后再用另一种早期的印欧语成文的。[2]《梨俱吠陀》是我们探究历史的一个绝佳的窗口，它可以让我们以更近的视角观察当时的印欧文化，尤其是这时候印欧语正从一个共同的原始语言向外辐射。但是，《梨俱吠陀》中的故事与史实有什么关系？谁是达萨人？谁是雅利安人？那些堡垒在什么地方？那些故事真的发生过吗？

针对这些问题，在20世纪二三十年代兴起了一股考古学的热潮。在此期间，一系列的挖掘工作发现了一种古代文明的多个遗址，分落在哈拉帕（Harappa）、摩亨佐-达罗（Mohenjo-daro）、旁遮普（Punjab）和信德（Sind）等地方。这些建有城墙的遗址可以追溯到4 500年到3 800年前，大大小小的城市、城镇和村庄分布在印度河流域，即当今巴基斯坦和印度部分地区，其中有些遗址内曾容纳了成千上万人。[3]难道这些就是在《梨俱吠陀》中提到的堡垒吗？

在印度河流域文明中，城市都带有围墙，并呈网格状分布。凭借周围河流平原上的农业，城市内粮食储备非常充足，而且住满了各类谙熟黏土、黄金、贝壳和木料等工艺的工匠。同时，从遗址中发现的石制的度量器具表明，印度河流域文明的贸易和商业活动也非常发达，其贸易伙伴来自遥远的阿富汗、阿拉伯、美索不达米亚，甚至还有非洲。[4]他们还制作了装饰性的印章，其上有人类或动物的图案。时至今日，很多这些印章上的标志或符号到底有何含义，还是一桩桩悬案。[5]

未解之谜还有很多，从挖掘工作开始后，各种神秘的发现就层出不穷，绝不仅仅是这些印章上的符文。最大的疑团是印度河流域文明是如何衰落的。在大约3 800年前，印度河两侧的定居点开始减少，人口聚集的中心也从东部开始向恒河平原转移。[6]也就是在这个时候，《梨俱吠陀》以古梵语（Old Sanskrit）创作成形。古梵语是如今印度北部大多数

人所持语言的前身，在《梨俱吠陀》成形的1　000年前，它已经跟伊朗人所说的语言分道扬镳了。印度－伊朗语族（Indo-Iranian）与如今几乎所有欧洲地区的语言都是近亲，并与它们一起组成了印欧语系的大家庭。《梨俱吠陀》中的宗教信念，包括统治万物生灵的万神殿，都确凿无疑地与欧亚大陆上其他印欧语系地区的神话传说极为相似，包括伊朗、希腊和斯堪的纳维亚等。这也为广袤的欧亚大陆上存在的文化联系提供了进一步的证据。[7]

有人猜想，印度河流域文明的崩溃是由从北部和西部迁徙而来的移民所导致的，他们就是所谓的印度－雅利安人（Indo-Aryans），口操印欧语。在《梨俱吠陀》里，入侵者拥有马匹和战车。从考古学上来看，印度河流域文明并没有达到使用马匹的阶段，在他们的遗址中没有马和辐条轮式战车的明确证据，只有一些由黏土制成的、牛拉动的有轮车的塑像。[8]在欧亚大陆上，马匹和辐条轮式战车可算是青铜时代的大规模杀伤性武器。那么，是不是印度－雅利安人利用他们的军事技术终结了印度河流域文明呢？

自从哈拉帕遗址的挖掘开始，“雅利安入侵理论”就被欧洲和印度的民族主义者紧紧盯上了。所以，对这种理论的客观讨论很难展开。但包括纳粹在内的欧洲种族主义者，对此入侵理论赞不绝口：与北欧有关的浅肤色战士征服了黑肤色的原住民，并在此建立了森严的种姓制度，严禁不同种姓之间通婚。对纳粹之类的人来说，印欧语系的传播，意味着一支古代的征服者迁出了古老的家园，镇压和取代了被占领土地上的居民。这同时意味着，欧洲延伸到了印度，而近东地区的犹太人则很少获得垂青。纳粹做梦都想重现这样的场景。[9]有些人甚至认为，印度－雅利安人的发源地在欧洲东北部，其中就有德国。纳粹同样吸纳了吠陀神话，按照《梨俱吠陀》中的说法自称为雅利安人。[10]

纳粹如此做派，使得欧洲的严肃学者们无力对引起印欧语系传播的人类迁徙展开客观探讨。[11]在印度，只要一谈到印度河流域文明早已灭亡，而且可能是断送在那些北方而来的、操着印欧语的迁入者手里，人们也会感到焦虑不安，因为这表明南亚文化的精髓居然有可能是外来者染指的结果。

学者们不是很待见这种来自北方的大规模移民的想法，不仅仅是因为政治因素，也是因为考古学家们已经意识到，考古记录中的变化并不总是意味着人类的迁徙。况且，人们也找不到人口流动的证据。从考古学上，没有发现明显的、能够用来表征3　800年前印度河流域里的某个

城镇曾发生过大火、屠杀等事件的灰烬层和破坏层。如果说有什么证据的话，就是印度河流域文明的衰退并非一蹴而就，不管是人类逐渐远离城镇，还是环境逐渐退化，前前后后都花了数十年的时间。

但是，考古学证据的缺失，也不见得说明一定没有外界的重大入侵事件。比如，1 600年到1 500年前之间，在日耳曼人不断扩张的压力下，随着西哥特人（Visigoths）和汪达尔人（Vandals）不断洗劫罗马并对各个省份实施政治控制，西罗马帝国终于轰然垮台。但是到目前为止，从考古学记录里同样几乎看不到当时的任何城市被摧毁的证据。如果没有详细的历史记载，我们迄今可能还不知道这些史上的重大事件。[12]由于考古学在检测突发事件上的局限性，在印度河流域曾发生过明显的人口灭绝事件的可能性还是存在的。事件发生得越突然，相关的考古学证据就越有可能不知所踪。

那么，遗传学能帮上什么忙呢？它不能告诉我们在印度河流域文明的末期发生了什么，但它可以告诉我们：是否存在着血统差异极大的人群之间的冲突。尽管混血本身并不算是人类迁徙的证据，但是它可以证实在哈拉帕文明陨落之时，人群结构曾发生过重大的变化，这同时也意味着文化交流的机会。

交锋之地

1 000万年前，印度大陆板块顺着印度洋向北移动，与欧亚大陆相撞，形成了喜马拉雅山脉。而今天的印度也是文化和人群相互碰撞的产物。

先说说农业。印度次大陆是世界上的主要产粮区之一，它养活了当今世界上1/4的人口。而且，自从5万年前现代人在欧亚大陆上扩张以来，这块次大陆就一直是最大的人口聚集地之一。然而，印度并不是农业的起源地。当代的印度农业是欧亚大陆上两大农业体系交锋后的结果。根据考古学证据，大约9 000年前以后，近东地区的冬雨型作物[(46)]，小麦和大麦，就已经进入了印度河流域，例如位于印度河流域西侧、如今的巴基斯坦境内的古梅赫尔格尔（Mehrgarh）。[13]大概在5 000年前，当地的农民们经过长期培育，终于使这些农作物适应了夏季季风性降雨的气候模式，并将其推广到了印度半岛。[14]差不多在同样的时间，来自中国的季风性夏雨型作物——水稻和小米，也抵达了印度半岛。印度，有可能是近东农业和中国农业第一次交汇的地方。

再说说语言，印度的语言也是不同语系交锋融合的产物。印度北部的印欧语系与伊朗、欧洲的语言有关。印度南部的达罗毗荼语系（Dravidian languages）与南亚以外的语言则没有什么亲缘关系。在环绕着印度北部的山区中，汉藏语系（Sino-Tibetan languages）也有存在，而在印度东部和中部，某些小部落的语言又属于南亚语系（Austroasiatic languages）。南亚语系与柬埔寨和越南的语言有关，有研究认为该语系的源头正是第一次把水稻种植引入南亚和东南亚部分地区的人群。从《梨俱吠陀》中可以看到一些并非印欧语系的典型词汇，语言学家们将这些词汇识别出来后，发现它们是从古达罗毗荼语和古南亚语中假借过来的。这说明，上述这些语言在印度至少共存了3 000年到4 000年。[15]

印度人的外表各异，似乎为这个地区的混血事件提供了天然的证据。随便在印度的一条马路上散散步，都能清楚地看到印度人的多样性。肤色由深到浅不等，有些人的面部特征像欧洲人，有些人则更接近中国人。人们很容易认为，这些差异反映了过去某些时候的人群融合，不同的混血比例造成了不同的人群。但是，人们也可能过度解释了外表上的差异性，因为众所周知，环境和饮食对人类的外表也会有影响。

早期关于印度的遗传学方面的工作给出了看似矛盾的结果。通过研究反映母系血统的线粒体DNA，人们发现大多数印度人的线粒体DNA是次大陆所特有的，而且据估计，这种线粒体DNA类型与南亚以外的主要线粒体DNA类型的共同祖先存在于许多万年以前。[16]这说明，从母系上来看，印度人的祖先在这块次大陆上隔绝了很长时间，并没有与西方、东方或北方的邻近人群发生过混血。相比之下，从反映父系血统的Y染色体中则发现，相当一部分人跟欧亚西部人群，也就是欧洲人、中亚人和近东人有着更亲近的血缘关系，这又说明，混血是存在的。[17]

如此一来，一些印度历史学家便举手投降了，把遗传学的信息扔在了一边：明摆着自相矛盾嘛！另一方面，一开始遗传学家们也帮不上什么忙。考古学、人类学还有语言学主导着人类史前历史的研究，由于遗传学家没有受过这些领域的正规训练，他们的确有可能犯一些基本错误，或者掉进前人已经掉过的“坑”里，特别是在总结上述领域的一些发现的时候。但是，如果就此忽视遗传学，那也过于草率了。也许在人类历史这个领域，我们遗传学家还是个未开化的野蛮人，但是永远别忽视野蛮人的力量。我们拥有一种全新类型的数据，而且正在利用这些数据来解决一些以前高不可攀的问题，例如：这些古代的人们到底是谁？

小安达曼岛上与世隔绝的人群

我个人对史前印度的研究始于一本书和一封信，那是2007年的事情了。

这本书就是卢卡·卡瓦利－斯福扎的鸿篇巨制《人类基因的历史和地理》。书中提到了“矮黑人”（或称尼格利陀人，Negrito），他们居住在离大陆几百公里远的孟加拉湾安达曼群岛上。由于深海大洋的阻隔，安达曼群岛一直处于与世隔绝的状态，基本上与现代人在欧亚大陆上的人群变迁毫无瓜葛。一个例外是大安达曼群岛，由于英国人曾将此地用于殖民地监狱，它的与世隔绝状态在过去的几百年内受到了极大的破坏。北森提奈岛（North Sentinel Island）上居住着世界上最后一支基本与外界隔离、仍处于石器时代的民族，他们大约有几百人，受着印度政府的保护以避免外部的任何干扰。他们与我们的世界格格不入，在2004年印度洋海啸后，印度政府曾试图援救，而他们却向前来援救的直升机射箭。安达曼人的语言与欧亚大陆上的其他语言截然不同，更追溯不到什么渊源。他们的外形也与附近的人群相差甚大，体型更加瘦小，头发紧密卷曲。在书中，卡瓦利－斯福扎曾在一个章节中推测，安达曼人或许代表了孤立的、最早走出非洲的现代人的后代，也许早在人类大迁徙之前就搬来了这里。这里所说的人类大迁徙发生在5万年前以后，带来了当今所有非洲以外人的祖先的兴起。

在阅读这本书的时候，我和同事们一起给拉尔吉·辛格（Lalji Singh）和库马拉萨米·唐加拉吉（Kumarasamy Thangaraj）写了一封信。他们都在印度海得拉巴（Hyderabad）的细胞和分子生物学中心（Centre for Cellular and Molecular Biology, CCMB）工作。几年前，他们发表过一篇论文，是关于安达曼群岛上的居民的线粒体和Y染色体DNA的。[18]研究表明，小安达曼岛的人已经和欧亚大陆分离了数万年。我问他们，为了得到更全面的结果，我们是否可以分析安达曼人的全基因组数据。

辛格和唐加拉吉很愿意合作，而且他们很快就说服了我：如果把印度大陆上的数据一起加以分析的话，整个故事将更加完整。他们给我们提供了大量DNA样本的使用权限。在CCMB的冷库里，他们收集了能够代表印度人族群的超凡多样性的样本，上次我查看的时候，样品中包括了超过300组、18 000个个体的DNA样本。这些样本都是由印度各地的学生搜集的，他们探访各个村庄，专门采集那些从祖辈起就待在一个地

方、属于同一族群的人的血样。基于CCMB的样本库，我们挑选了25个地理、文化和语言上都尽可能分化的群体，涵盖了印度种姓制度中从低到高的阶层，同时也包含了一些种姓制度外的部落。

几个月后，唐加拉吉来到了我们在波士顿的实验室，带着他那些独一无二、珍贵无比的DNA样本。我们使用了单核苷酸多态性（single nucleotide polymorphism，SNP）微阵列进行分析，当时这一技术在美国刚刚出现，印度还没有。出于这个原因，唐加拉吉得到了印度政府的许可，把DNA带到了印度以外的地方。（如果在国内可以实现相关的研究，印度法律将限制生物材料的出口。）

一个SNP微阵列包含了数以十万计的微观像素，每一个都由人工合成的DNA片段覆盖，这些片段在基因组中的位置则是由科学家们选择出来的。当在微阵列上涂抹上一个被试的DNA样本时，与人工DNA序列重合的部分将与微阵列紧密结合，反之则被冲洗掉。根据与诱饵序列结合的相对强度，一架检测荧光的照相机就能够确定一个人在其基因组内携带的可能的遗传信息。我们所分析的SNP微阵列能够研究基因组中数十万个位置，在这些位置上只有部分个体才携带有突变。然后，通过研究这些存在着突变的位置，我们就有可能确定哪些人群之间关系最为亲密。这种技术比对整个基因组进行测序要便宜得多，因为它只需聚焦于感兴趣的位置，在这些位置上比较容易发现差异，而且所提供的人群历史信息也是密度最高的。

为了对这些样本相互之间的关系做一个初步的了解，我们使用了主成分分析这一数学方法。在本书前一章中讲到欧亚西部人群历史时，我们也用到了这种方法，并用它发现了最能描述人群间差异的、单DNA字母突变的组合。利用主成分分析法，我们将印度人群的遗传学数据显示在一张二维图上，发现样本点分布在一条线上（见图17）。这条线的一头是来自欧亚西部的个体，也就是欧洲人、中亚人和近东人，出于比较的目的，我们把这些个体都包含在了主成分分析中。这条线的其余部分，我们称之为“印度人渐变群”（Indian Cline）：不同人群之间的差异呈渐变分布，在图上就像一支射向欧亚西部的箭头。[19]

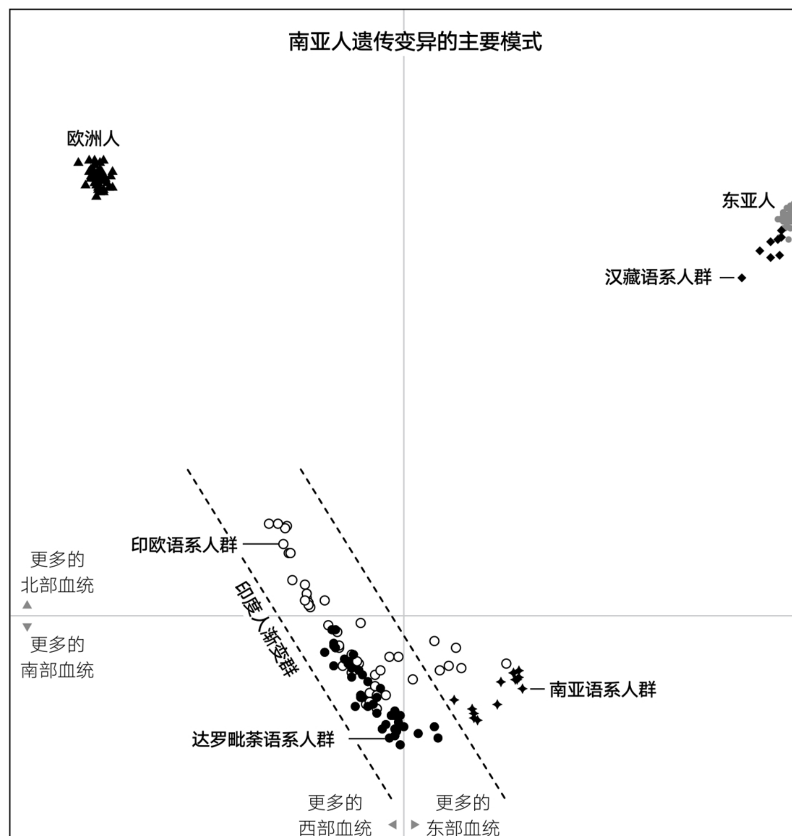


图17　南亚人遗传变异的主要模式

南亚遗传变异的主成分分析表明，大多数印度人群体的血统呈现出渐变分布，渐变的一极是北部讲印欧语的人，另一极则是南部讲达罗毗荼语的人。

主成分分析图中的梯度可以由不同的历史事件造成。但此图中的模式如此泾渭分明，使得我们推测今天的很多印度人族群是两支血统来源以不同比例融合后的结果，其中一支与欧亚西部人有关，另一支则是与之相差甚大的人群。就拿印度最南端的族群来说，他们讲达罗毗荼语，而且从图上可以看出他们往往与欧亚西部人的血缘关系最远。基于此，我们开发了一个当代印度人由两支祖先人群混血而来的模型，并进一步检验这个模型与数据的一致性。

新模型要有新方法来检验。还记得我们在2010年用来证明尼安德特人和现代人之间曾发生过混血的方法吗？[20]其实，那些方法主要是为了研究印度人的历史而开发的。

我们首先检验了以下假设：欧洲人和印度人从同一支祖先人群演化而来，而这支祖先人群早先从东亚人的祖先人群分离而来。我们先将欧

洲人与印度人基因组上的存在差异的DNA字母找出来，然后再检查这些DNA字母在中国人的样本中出现的频次。我们发现，很显然，中国与印度人共享的DNA字母要比与欧洲人共享的多。这样就排除了上述假设，也就是说，不存在一支同宗的祖先人群先从中国人的祖先那里分离出来，然后再演化成欧洲人和印度人这种情况。

接下来，我们检验了另一种假设，即中国人和印度人从同一支祖先人群演化而来，而这支祖先人群早先从欧洲人的祖先那里分离而来。然而，这种情况同样不成立：欧洲人与所有印度人的血缘关系都比与中国人的更近。

我们发现，从平均意义上来说，在所有印度人中，遗传突变的频率都介于欧洲人和东亚人之间。产生这种模式的唯一方式是古代人群之间的混血——第一支人群与欧洲人、中亚人，以及近东人有关，第二支人群则是东亚人的远亲。

我们把第一支人群称为“欧亚西部人”，指代来自欧洲、近东和中亚的一个大的人群集合，在这个集合内，人群之间的遗传突变频率差异并不大。这么说吧，他们之间的差异大约是欧洲人跟东亚人之间的差异的1/10。当代印度人的两大血统来源之一与欧亚西部人有关，这个发现还是挺令人震撼的。这就很像是在告诉我们，欧亚西部人推进到最东边的时候，碰上了一帮度外之人并与之发生了混血。后者与包括中国人在内的当代东亚人有亲缘关系，只不过在几万年前就已经相互分离了。因此，第二支人群代表的是一个早期分化的支系，只对当代南亚人有血缘贡献，与居住在其他地方的人则没有多少干系。

确定了混血的存在之后，我们开始找寻那些没有参与其中的当代印度人群。大陆上的所有人群都不适合，然而，小安达曼岛上的人却与欧亚西部人毫无瓜葛。从血统上讲，安达曼人的特征恰好符合古代东亚人的长期与世隔离的后代，而这些古东亚人正是为南亚人群贡献了主要血统的另一个祖先人群。没想到人口不足100的小安达曼岛原住民，居然成了我们了解印度人类历史的关键。

都是混血儿

2008年10月，在我的科学生涯中，最紧张的24小时到来了。当时，我的合作者尼克·帕特森和我到了海得拉巴，与辛格和唐加拉吉一起讨论研究的初步结果。

10月28号的会议气氛非常火爆，辛格和唐加拉吉似乎要否决整项研究。会前，我们简要汇报了研究成果，即今天的印度人是由两支高度不同的祖先人群混血而来的，其中之一是“欧亚西部人”。辛格和唐加拉吉反对这一说法，认为这暗示着大量欧亚西部人集体涌入印度。他们确切地指出，我们的数据并没有直接证据。他们甚至推测，也许存在着另一个方向的人类迁徙，例如印度人迁徙到近东和欧洲。根据他们自己的线粒体DNA研究，有一个板上钉钉的事实，那就是当代印度人线粒体DNA支系中的绝大部分已经在这块次大陆上存在了数万年时间。[21]在没有搞清楚全基因组数据和在线粒体DNA上的发现如何相辅相成之前，他们可不想卷入一项主张欧亚西部人“入侵”印度的研究里面去。虽然他们没有明说，但是谁都可以听出其弦外之音：来自印度以外的人群迁徙这个想法对这块次大陆有着颠覆性的影响。

辛格和唐加拉吉提出了“遗传共享”（genetic sharing）一词，想以此来描述欧亚西部人和印度人之间的关系，这个说法强调的是两者之间的共同祖先。然而，我们知道的是，两者之间不但发生了真实的融合，而且对当代每一个印度人都产生了深刻的影响。辛格和唐加拉吉的说法仍然对混血事件持不置可否的态度。我们就这么僵持在那里了。当时，我觉得我们的发现要被扼杀掉了。

那天晚上，庆祝排灯节的烟花噼啪作响，这可是印度教最重要的节日。我们住的院子外面，小男孩们正在向来来往往的卡车的轮子下面扔炮仗，而帕特森和我则猫在科研所的客房里冥思苦想。渐渐地，文化共鸣在我们面前清晰起来，我们摸索出了一个说法，既能在科学上准确无误，又能避开敏感的话题。

第二天，我们全队人马聚集到辛格的办公室，坐在一起为古代印度人族群想出了新名字。我们写到，当代印度人是两支高度分化的人群融合的结果，即印度北部祖先人群（Ancestral North Indians, ANI）和印度南部祖先人群（Ancestral South Indians, ASI），在两支人群融合之前，他们之间的差异大到就如同今天的欧洲人和东亚人一样。印度北部祖先人群与欧洲人、中亚人、近东人，以及高加索地区的人有关，但我们不会主张他们的家园在哪里或者任何与迁徙有关的事情。印度南部祖先人群则从一支与任何印度以外的当代人都无关的人群演化而来。(47)ANI和ASI之间曾发生过剧烈的融合，结果是，居住在印度大陆的所有当代人都是混血儿，只不过混血的比例不同罢了。混血的来源之一是欧亚西部人的血统，另一个来源是与东亚人和南亚人更为亲近的血统。从

遗传学意义上讲，在印度，没有任何一个族群可以宣称它是单一、纯粹的。

血统中的“权力的游戏”

有了这个结论，我们就能够估算在每个印度人族群中，与欧亚西部人有关的血统所占的比例了。

为了做出这些估计，我们一方面测量了欧亚西部人基因组同印度人基因组的匹配程度，另一方面也测量了欧亚西部人基因组同小安达曼岛人基因组的匹配程度。在这里，小安达曼岛人非常重要，因为他们与南部ASI有关（尽管血缘关系很远），但与印度大陆上的欧亚西部人血统没有什么牵连，所以他们的基因组可以当作数据分析时的一个基准参照点。然后，再将印度人的基因组替换成为一个从高加索地区来的人的基因组，重复上述分析过程，这就相当于是与百分百的欧亚西部人血统进行比较。通过对前后的结果进行比照，我们就可以问：“每一个印度人族群和百分百的欧亚西部人之间，血缘关系上有多近？”有了这个问题的答案，我们也就能回答每个印度人族群中欧亚西部人血统所占的比例了。

在一系列的研究中我们发现，在众多的印度人族群中，欧亚西部人相关血统所占比例从低到高为20%～80%。[22]正是由于与欧亚西部人相关的血统的连续性变化，我们在图上才能看到那个印度人渐变群，也就是主成分分析图中的梯度变化。无论种姓高低，混血无处不在，就连那些印度种姓制度之外的非印度教部落也不例外。

混血比例能够为解开很多历史事件之谜提供线索，例如，南北这两个祖先人群都讲什么语言。在印度，凡是讲印欧语系语言的族群，身上的ANI血统就多一些；而凡是讲达罗毗荼语系语言的族群，ASI的血统就多一些。这表明，很可能ANI传播的是印欧语系，而ASI传播的是达罗毗荼语系。

从遗传学数据中还可以看出与社会地位有关的一些端倪。一般来说，古代ANI的社会地位较高些，古代ASI的社会地位则较低。在印度的种姓制度中，就算是住在印度的同一个邦，讲同样的语言，传统上社会地位较高的群体所拥有的ANI血统占比也要相对高一些。[23]例如，婆罗门，也就是祭司阶层，身上的ANI血统占比就比周围的人群要高，不管他们讲什么语言。尽管还有一些例外，包括一些有大量文字资料证明的、整个族群的社会地位发生转变的案例，[24]但是从统计学上来讲，我

们的发现可以说是证据确凿，而且这也表明，我们所说的ANI和ASI血统之间发生的混血，在古代印度有其社会等级化的背景。

当代印度人的遗传学数据还可以揭示男女社会权力在历史上的变迁。根据遗传突变的密度，我们可以将不同的人群分离开，从中可以发现，大约20%～40%的印度人男性、大约30%～50%的东欧人男性都拥有同一种Y染色体类型，而这可以追溯到6 800年到4 800年前的同一个男性祖先。[25]相反，母系传承的线粒体DNA则几乎只局限在印度境内，说明线粒体DNA几乎全部来自南部ASI，就算是在印度北部也一样。对此，唯一可能的解释是欧亚西部和印度之间在青铜时代或之后曾发生过人类大迁徙。携带上述Y染色体类型的男性移民在繁殖后代上异常成功，而女性移民对其后代的遗传贡献就要少得多。

Y染色体和线粒体DNA上所呈现出来的模式差异在一开始的时候曾经把历史学家们给搞糊涂了。[26]其实，一种可能的解释是：大部分的北部ANI的遗传学贡献来自男性。这种不同人群之间发生混血时的性别不对称现象并不鲜见。看看非洲裔美国人吧。在他们身上，大约20%的血统来自欧洲人，而其中男性与女性的比例几乎是4:1。[27]再来看看哥伦比亚的拉丁美洲人，据估计，他们大约80%的血统来自欧洲人，而其中的男女性别比例更加不平衡，约为50:1。[28]在本书第三部分中，我会来探讨这对人群之间、男女之间的关系到底意味着什么，但一个共同的现象是：社会地位高的人群的男性，往往会迎娶社会地位低的人群的女性。很有意思吧，遗传学的数据能够如此鞭辟入里地揭示过去历史事件中的社会学含义。

文明暮色中的人群融合

那么，在印度历史的背景下，我们对于人群融合的发现到底意味着什么？为了理解这一点，我们不仅要确认这种人群融合的确发生过，还要知道是在什么时候发生的。

摆在我们面前的，有几种可能性。第一种是，我们发现的人群融合是末次冰期结束时的人类大迁徙的结果，那是在14 000年前以后，随着气候条件不断改善，不但沙漠变成了可居住的地带，环境上也出现了各种变化，使得人们得以在欧亚大陆四处活动。

第二种可能性是，这种人群融合反映了近东地区的农民向南亚的流动，这也能够解释在9 000年前以后，近东农业如何扩散到印度河流

域。

第三种可能性是，人群融合是在过去的4 000年里随着印欧语系的扩散一起进行的。这倒是与《梨俱吠陀》中的描述吻合。然而，即便这种融合真的是在4 000年前以后发生的，它也完全有可能是在业已定居的人群之间进行的，这其中的一支人群有可能早在几百年甚至是几千年前就从欧亚西部迁徙至此了，只是在那之前还没有与南部ASI发生过血缘交流。

所有这三种可能性都涉及在某一时刻从欧亚西部到印度的人类迁徙。虽然辛格和唐加拉吉还考虑到了从印度向西迁徙、到达欧洲这么一种可能性，并希望以此来解释北部ANI和欧亚西部人群之间的血缘关系，但是我并不认可这种想法。一方面，在绝大多数的当代欧亚西部人身上找不到南部ASI的踪迹。另一方面，再看看当今所有携带有欧亚西部人相关血统的人群分布情况，印度的地理位置在这个分布图中还是相当偏远的。所以我总是认为，这种共享的血统，反映的是从北部或者西部进入南亚的人类迁徙，而不是相反。无论如何，如果能得知人群融合发生的时间，我们将会获得更具体的信息。

这就又要求我们再开发一系列新的方法了。在北部ANI和南部ASI融合后的第一代子女身上，将仍保留着完整的ANI或者ASI的染色体。而在以后的每一代，每一个个体将结合父辈和母辈的染色体，并产生新的染色体传递给后代。在这个过程中，ANI和ASI的DNA片段将会被打破，每条染色体每隔一代就会产生一到两个断点。通过测量当代印度人身上的ANI或ASI的DNA片段的典型长度，就可以计算出需要多少代才能截断到目前的长度。就这样，我实验室里的研究生普里亚·穆尔贾尼（Priya Moorjani）成功地对混血日期做出了一个估计。[29]

我们发现，在所有我们分析的印度人群中，发生这种ANI-ASI人群融合的日期都在4 000年到2 000年前之间，如果把当今印欧语系的族群跟达罗毗荼语系的族群相比，前者发生融合的平均时间还要更近一些。这让我吃了一惊，因为这与我们的设想不同，原来我们以为融合应该首先发生在北部印欧语系的族群身上。接着我们又意识到，人们在当今和史上的居住地区未必一样，达罗毗荼语系的族群发生融合的时间更早其实是说得通的。假设在印度的第一波融合发生于北方，并且大约是在4 000年前左右，随后在印度北部沿着边界地带，携带更多欧亚西部人血统的人与已经在此地定居的人群频繁发生接触，就会又有几波这样的融合发生了。而那些第一波融合的后代，很可能在接下来几千年里的时间

里与印度南部的人群混血，或者干脆迁移到了印度南部，所以我们从今天的印度南部人身上看到的是第一轮混血发生的时间。而与欧亚西部人有关的人群又接着陆陆续续进入印度北部，并与印度北部人之间发生混血，这才使得在他们身上发现的人群融合的日期要晚一些。

通过对遗传学数据的仔细研究，这种与北部ANI有关的多轮混血理论得到了证实。在印度北部人身上，我们不仅发现了许多来自北部ANI的DNA短片段，还发现散布在这些短片段之间的、同样来自北部ANI的DNA长片段。这就说明，肯定发生过比较晚的混血事件，外来者是携带很少甚至没有ASI血统的人群。[30]

值得注意的是，我们观察到的模式都和以下假设相吻合：在某些当代印度人族群的历史中，所有ANI和ASI的人群融合都是在过去的4 000年里发生的。这说明，在4000年前这个时间点的前后，印度的人口结构截然不同。之前，两个人群老死不相往来；之后，则是阵发的、剧烈的混血事件，且影响到了当今的几乎每一个印度人族群。

所以，结论是，4 000年到3 000年前，也就是印度河流域文明衰落、《梨俱吠陀》形成的年代，以前素昧平生的人群之间迎来了深度的融合。今天，在印度，人们语言不同、社会地位不同，相应地，北部ANI血统所占的比例也不同。而且，北部ANI血统主要源自男性。这种模式和以下的场景吻合得天衣无缝：4 000年前以后，一伙讲印欧语系语言的人掌控了这里的政治和社会权力，与本地人通婚，还建立了阶层社会。其中，来自统治阶层的男性在婚配和繁衍上，远比那些弱势群体要成功得多。

历史悠久的种姓制度

为什么这些古代事件的遗传标记至今还历历可见？为什么几千年的岁月还没有抹去它们的痕迹？

传统印度社会最显著的特征之一就是种姓制度，这种社会阶层的划分决定了谁可以与谁结婚，谁有什么样的社会特权和角色。压抑、专制的社会体系也影响到了各个主要的宗教，无论是耆那教、佛教还是锡克教，都提供了逃脱种姓制度的庇护所。伊斯兰教在印度的成功，也源于它为社会地位低下的群体提供了摆脱不平等制度、皈依由莫卧儿统治者带来的新宗教的机会。1947年印度共和国建国后，基于种姓制度的歧视被宣布为非法，但它仍然塑造了今天印度人的社交和婚姻方式。

种姓的社会学定义是一个群体，在经济上，他们可以通过特别分配的经济角色与群体之外的人互动，但在婚姻上，只允许同族结婚，不允许与群体之外的人婚配。在18世纪晚期犹太解放运动开始之前，欧洲东北部的犹太人，也就是我自己的祖辈，仍是一个排他性的社会团体，也可以视作一个种姓。犹太人充当了放债人、酒贩、商人和工匠的经济职能。而从古至今，犹太教徒都通过饮食规定（犹太律法）、独特的着装、身体改造（男性割礼）和严禁与外人结婚等手段来将自己的社会与外界隔离。

印度的种姓制度有两个层次，瓦尔那种姓（varna）和阇提副种姓（jati）体系。(48)[31]瓦尔那种姓体系将整个社会分为至少四个等级：最顶端的是祭司集团婆罗门（Brahmins）和战士集团刹帝利（Kshatriyas）；中间是由商人、农民、工匠组成的吠舍（Vaishyas）；更低一层的则是首陀罗（Shudras），由各种劳作者构成。除此之外，还有旃陀罗（Chandalas）或者贱民（Dalits），又称“表列种姓”（Scheduled Castes），他们就是那些被认为低贱到“秽不可触”的人，应该排除在正常社会之外。最后还有“表列部落”（Scheduled Tribes），这是由印度官方认定的、印度教以外的人群名称，而且他们既不是穆斯林也不是基督徒。种姓制度是印度教传统社会深层架构，在《梨俱吠陀》之后的各种宗教文本（《吠陀经》）中都有着详细的描述。

阇提副种姓体系则更加晦涩、复杂，在印度以外很少有人理解，涉及至少4 600个族内通婚的群体。有人说这个数字可以达到4万。[32]每一个群体在瓦尔那种姓制度里都属于一个特定的阶层，但即便是属于同一阶层，大多数属于不同副种姓的人们仍然不能通婚。在历史上，也不乏整个副种姓群体改变了其种姓等级的情况。举个例子，有一个副种姓叫瞿折罗（Gujjar），这也是如今印度西北部的古吉拉特邦（the state of Gujarat）(49)名字的由来。属于这个副种姓的人居住的地方不同，所属的瓦尔那种姓等级就不同。这说明在某些地区，瞿折罗曾成功地在瓦尔那种姓体系内提升过自己的社会地位。[33]

种姓和副种姓之间的关系是一个备受争议的问题。人类学家埃拉瓦提·迦尔维（Irawati Karve）提出过一个假设，他认为几千年前，印度人民生活在恪守内婚制度的部落集团里，很像是当今世界上其他地方的部落。[34]祭司、国王和商人等政治精英们居于社会顶层，并建立了一个等级社会。各个部落则以不同分工的劳作群体的形式进入社会体系，在等

级上他们作为首陀罗和贱民居于底层。这样，部落内的组织结构就与社会阶层体系融合在了一起，形成了早期的阇提副种姓，并不断向上渗透到更高的社会等级。最终，今天我们可以看到，无论是较高还是较低的种姓等级中，都存在着很多的副种姓。通过种姓体系和内婚制度，每个古老的部落群体都保留了他们的独特性。

另一种假设是，严格的内婚制度并不是很早以前就出现的。毫无疑问，种姓制度的理论非常古老，早在《摩奴法典》（*Law Code of Manu*）中就描述过。《摩奴法典》是在《梨俱吠陀》形成几百年之后的印度教文本。法典中详细地记载了种姓制度，以及其中无数的副种姓群体。它将整个社会体系都纳入了宗教框架，并证明其存在是自然秩序的一部分。然而，由人类学家尼古拉斯·德克斯（Nicholas Dirks）领导的一群历史学家主张对历史事实进行重新考证，他们认为，在古代印度其实并没有施行严格的族内通婚制度，这实际上很大程度是英国殖民者的发明。[35]英国殖民者为了有效地统治印度，从18世纪起开始强化种姓制度，出发点是为殖民者在新的种姓集团中占据一个天然的地位。在某些原本种姓制度并不是很重要的地方，英国人刻意进行了巩固，并挖空心思地协调不同地区之间的种姓制度。鉴于这些事实，德克斯认为，今天严苛的内婚限令可能并不像看起来的那样源远流长。

为了找出副种姓与真实的遗传模式之间的关系，对每个副种姓群体，只要有相应的数据，我们都对群体之间的分化程度进行了研究，方法是计算突变频率的差异。[36]我们发现，和位于欧洲的、以差不多同等的地理距离分开的群体相比，印度的副种姓群体之间的分化程度至少大三倍。无论是群体间ANI血统的差异，还是群体地理来源的不同，抑或是社会地位的高低，都无法解释这种现象，即便是这三个维度都匹配的群体，他们之间的分化程度还是要比欧洲大许多。

我们推测，今天许多印度群体之间的差异可能是人口瓶颈的产物。这种现象之所以发生，是因为在一个群体中数量不多的个体拥有很多后代，这些后代也有很多后代，而且由于社会或地理的屏障，这个群体与周围的人保持了遗传学意义上的隔离。在有着欧洲血统的人群的历史上，著名的人口瓶颈事件影响了芬兰人的大部分血统（大约2 000年前）、当今阿什肯纳兹犹太人（Ashkenazi Jews）[(50)]的大部分血统（大约600年前），以及若干后来迁移到北美的异教群体的大部分血统，如哈特人（Hutterites）、阿米什人（Amish）[(51)]等（大约300年前）。在每一个例子中，一个较小的人口基数加上一个较高的繁殖率，导致早期

个体携带的某些罕见的遗传突变会在后代中以较高的频率出现。[37]

当我们开始去寻找印度人口瓶颈的迹象的时候，我们发现了一个明显的信号：在同一个群体内，每一对个体之间都携带有同样的很长的DNA片段。对此，唯一的解释是：两个个体在过去几千年里拥有一个携带着这个DNA片段的共同祖先。而且，由于重组过程的存在，在每一代，DNA片段都以稳定的速率发生断裂，通过计算这些DNA片段的平均长度，我们就可以知道这位共同祖先生活的年代了。

从遗传学数据中得到的结论非常清晰。大约有1/3的印度群体经历了人口瓶颈的影响，其力度和上文中提到的芬兰人、阿什肯纳兹犹太人经历过的一样强，有的甚至还要更强一些。后来，我们利用一个更大的数据集进一步证实了这一发现。这些数据是唐加拉吉和我们一起收集的，包含了遍布印度的超过250个副种姓群体的遗传学数据。[38]

在印度发现的许多人口瓶颈现象的历史也非常悠久。其中最引人注目的例子发生在安得拉邦的一个叫维西亚（Vysya）的南印度吠舍群体，包含大约500万人口。根据同一个群体中个体之间共享的DNA片段的长度进行推断，其人口瓶颈发生的时间可以追溯到3 000年到2 000年前之间。

维西亚群体的祖先中发生的这种强烈的人口瓶颈令人震惊。这意味着在遭遇人口瓶颈后，维西亚群体的祖先们一直保持着严格的内婚制度，数千年来基本上没有外来基因进入他们的群体。哪怕是每一代中只有1%的外来基因流入，时至今日也会把人口瓶颈的痕迹彻底抹掉。而且他们在地理上并不是与世隔绝的，相反，他们居住在印度的一个人口密集区域，与其他群体唇齿相依地生活在一起。但他们的确成功地禁止了族外婚姻，保持了自己群体的鲜明的身份特征。当然，代价是一举一动都将自己隔离在了邻居们和社会之外，而且，他们还得把这种社会隔离代代相传下去。

维西亚群体并非唯一。在我们分析的群体中，大约有1/3都给出了类似的信号，意味着在印度有数千个这样的群体。我们甚至有可能低估了这个比例。因为只有经历过人口瓶颈的群体才能给出信号。如果一个群体的奠基者的数目再大一些，也许他们也实行了严格的内婚制，但是我们的统计方法是没办法把这种情况检测出来的。所以，实际情况不像德克斯设想的那样——所谓内婚制是英国殖民者的发明。数千年来，族内婚姻早已长期地、深深地扎根在印度的种姓制度内了。

印度历史的这一特征不由得让我百感交集。我是作为一个阿什肯纳兹犹太人开始这项研究工作的，我自己也是一个欧亚西部的古老种姓的成员。我对这种身份感到不自在，但又说不清楚哪里不自在。正是这些针对印度的研究让我的不自在清晰起来。我是个犹太人，这点我无法回避。我的父母抚养了我，在他们的生活中，最高的优先级是向世俗社会开放，但实际上他们自己是欧洲受迫害的难民的孩子，成长的环境里宗教氛围浓郁，这使得他们身上还留着厚重的民族特色。在我长大的过程中，家里还遵循着犹太教的饮食规则——我相信父母们这么做，或多或少是因为他们希望亲人们来我家做客时照样吃得舒服。我在犹太学校里待了9年，在耶路撒冷度过了好几个夏天。从我周遭的人身上，从我父母、祖父母、堂亲们身上，我都时刻吸纳着一种强烈的独特感。我知道，我们与众不同，如果我娶了一个非犹太人，他们都会感到失望、尴尬，而我的行为也会对兄弟姐妹们产生极大的冲击。当然，我这种怕家人会失望的感受，跟身处印度、从族外领一个人回来所导致的羞愧、孤立，甚至还有暴力比起来，那就是小巫见大巫了。尽管如此，正是犹太人的背景，使我对印度历史上几千年来的、跨越种姓、衷心相爱却又被无情碾压的罗密欧与朱丽叶们感同身受。也正是因为我是一个犹太人，我打心底里理解为什么这样一个种姓制度可以保持这么久的历史。

还是回来说数据吧。数据告诉我们，在很多情况下，印度的各种副种姓群体实实在在地保持着遗传上的独立性。这要归功于这块次大陆上源远流长的内婚制度。不管是印度人还是外国人，只要人们一想到印度，往往脑子里反应出来的都是超过13亿的庞大的人口规模。但是，从遗传学的角度来看，这样看待数据的方式是不对的。中国的汉族才是一个真正庞大的人群，他们早已不受束缚地自由通婚数千年了。印度人则不然，从人口统计学意义上讲，没有任何一个印度人族群可以称得上“大”，即便是住在同一个村庄、共同生活的若干群体，如果去测量一下他们之间的遗传差异性的话，结果也比北欧人和南欧人的差异大。[39]所以，正确的说法是，印度是由大量的小型人群组成的。

击退遗传厄运

欧洲血统的群体里有不少曾经经历过严重的人口瓶颈，这些群体，包括阿什肯纳兹犹太人、芬兰人、哈特人、阿米什人、萨格奈－圣让地区的法裔加拿大人等，一直是医学工作者们经久不衰、成果显著的研究对象。由于人口瓶颈的存在，如果一些导致罕见疾病的遗传突变正巧由

群体的奠基者所携带的话，那么在群体的后代里，这种突变的频率会急剧增加。因为这种基因的表现是隐性的，两份副本才会致病，所以，如果一个人只从父母当中的其中一个身上遗传了这种突变的话，那么是无害的，但如果他从父母双方那里都继承了这种突变，那结果就是致命的了。然而，假如由于人口瓶颈，这种遗传突变的频率大为增加，父母双方都带有这种突变的可能性就不可忽视了。例如，在阿什肯纳兹犹太人群体里，家族黑蒙性白痴（Tay-Sachs）发病率很高，这是一种必死无疑的疾病，出生后几年内就会导致大脑退化和死亡。我自己的一个近亲，出生几个月后就由于一种叫脑肝肾综合征（Zellweger syndrome）的遗传病死去了。而我母亲的一个近亲，也是很早就死于另一种遗传病：赖利-戴综合征（Riley-Day syndrome），或者叫家族性自主神经失调症。目前，人们已经确定了数百种此类疾病，并且已经针对欧洲各种受到奠基者效应影响的群体，确认了相应的基因，其中也包括阿什肯纳兹犹太人。这些发现使得人们的生物学见解更加切入要害，在某些情况下还启发人们开发出了药物来抵消受损基因的影响。

当然，印度的人口数目庞大，而且大约有1/3的群体在历史上曾遭受过人口瓶颈的影响，力度与阿什肯纳兹犹太人或芬兰人所遇到的差不多，甚至更强些。因此，通过寻找与这些印度人群体的疾病有关的基因，就有可能识别出数千种疾病的遗传风险因素。尽管系统性的、全面的工作还尚未开展，但已经有了一些相关的案例。例如，对一个属于维西亚群体的人来说，如果在手术前给他采用肌肉松弛剂的话，那他出现长时间肌肉麻痹的概率会很高。于是，现在印度的临床医生们就不会给携带维西亚血统的人采用这种药品了。究其原因，是某些维西亚群体的人身上丁酰胆碱酯酶蛋白的水平较低。遗传学方面的研究表明，在维西亚群体中，导致此类症状的一个隐性遗传突变发生的比例是20%，这个比例远高于其他印度群体。由此，人们推断这是由于维西亚群体的奠基者恰好携带着这种突变。[40]而在维西亚群体中，有4%的人父母双方同时携此突变基因，这个比例已经够高了。如果对一个这样的患者实施麻醉的话，那患者就大祸临头了。

正如维西亚群体的例子所表明的，印度的历史为生物学上的深入研究提供了一个重要的机会，毕竟在现代科技条件下，搜寻罕见隐性遗传病所对应的基因是件很廉价的事情。我们只需要在某个副种姓群体找到少数患者，然后对其基因组进行测序。遗传学的方法可以确定印度的数千个群体中，到底哪些曾遭受过强烈的人口瓶颈影响。本地的医生和助产士也一定能识别出某些在特定群体中发病率高的症状。那些曾为数以

千计的婴儿接生过的医生们，一定能讲出在哪些群体中，某些特定疾病、畸形等症状更容易出现。这些信息足以让我们有的放矢地采集少量血样进行遗传分析了。而一旦有了样本，找基因的活就简单了。

通过罕见隐性疾病的筛查，我们非常有可能在印度取得医疗手段上的重大改变。这其中的重要原因是在印度包办婚姻非常普遍。正如我自己在婚姻方面遇到的约束一样，在印度的众多社区中，包办婚姻司空见惯，就跟那些极端正统的犹太社区一模一样。我的几个住在正统犹太社区中的近亲，就是通过这种方法找到了配偶。1983年，犹太拉比约瑟夫·埃克斯坦（Josef　Ekstein）创立了一家基因检测机构。在那之前，埃克斯坦自己有四个孩子死于家族黑蒙性白痴。在那之后，埃克斯坦已经成功地将许多隐性疾病几乎消灭了。[41]在美国和以色列的很多正统教派的高中里，几乎所有的青少年都要经过致病基因的筛查，特别是那些在阿什肯纳兹犹太人社群里常见的罕见隐性疾病。如果有些人被查出来是携带者，那么媒人(52)就绝不会把他们介绍给携带同样突变的异性。在印度，照样可以重演这一幕。只不过，得益的不仅仅是几十万人，而是亿万人。

两块次大陆的故事：印欧的平行历史

直到2016年前，针对印度人群体的遗传学研究仍然集中在北部ANI和南部ASI上：两个人群以不同的比例融合，造成了当今印度非凡多样的、坚守内婚的各种群体。

但到了2016年，情况发生了变化。当时包括我的多个实验室，第一次发布了世界上最早的农民的全基因组古DNA数据。这些农民生活在11 000年到8 000年前之间，活动范围是如今的以色列、约旦、安纳托利亚和伊朗一带。[42]在研究这些近东的早期农民与当代人有何关系的过程中，我们发现当代欧洲人与安纳托利亚的早期农民在血缘关系上有着很强的亲近性，这与9　000年前以后安纳托利亚农民迁徙到欧洲的情况相一致。而当代印度人在血缘关系上也和伊朗的古代农民很亲近，这表明，9　000年前以后近东农业向东扩散到印度河流域这一事件，对印度的人群也有着重要的影响。[43]但是，我们的研究同时发现，当代印度人与古代的草原牧民之间，同样也存在着遗传学上的亲近关系。一方面是伊朗人的农业扩张，一方面是草原血统的扩散，两者都对印度人群产生了影响，那么，两者又如何协调在一起呢？这不禁让我们想起了几年前

在欧洲发现的情况，也就是当代的欧洲人群不仅仅是本土的采猎者和迁徙而来的农民之间融合的结果，还有第三支来自草原的人群也发挥了重要作用。

为了深入了解背后的情况，我实验室里的约瑟夫·拉扎里迪斯构建了一个当代印度人的数学模型，把印度人当作小安达曼岛人、古代伊朗农民以及古代草原民族的融合体。结果发现，几乎每个印度群体的血统中都有来自三个人群的贡献。[44]于是，尼克·帕特森把将近150个当代印度人群体的数据合并在一起，试图得到一个统一的模型，使他能够精确地估计这三个古代人群对当代印度人的遗传贡献。

当帕特森按照设想，推断出一支具有完全的北部ANI血统的人群的时候，也就是完全与安达曼岛人无关的人群，他认为这个人群是与伊朗农民有关的血统和与草原牧民有关的血统相融合的产物。但是，当帕特森同样按照设想，推断出一支具有完全的南部ASI血统的人群的时候，也就是完全与颜那亚人血统无关的人群，他发现，这个人群中还必须含有大量的与伊朗农民有关的血统（其余的则是与小安达曼岛人有关的血统）。

这就让我们惊喜交加了。我们原来认为，印度人渐变群的两大祖先人群中的一支是与欧亚西部人血统无关的，而如果北部ANI和南部ASI人群中同时含有大量的与伊朗人有关的血统，那就意味着我们原来的假设是错误的。相反，伊朗农民的后代对印度产生过两次重大影响，他们将自己的血统分别掺杂进入了北部ANI和南部ASI之中。

于是，帕特森继续对我们的模型做出了一个重大修订。[45]北部ANI融合了50%的草原血统，也就是颜那亚人的远亲，以及50%的与伊朗农民相关的血统。这两支源头在草原民族向南扩张的时候，碰撞到了一起。南部ASI也是人群融合的产物，来源中的一支是更早些时候从伊朗出发向外扩张的农民，血统占比为25%，另一支则来自早先定居的南亚本土采猎者，血统占比为75%。这样，南部ASI就不可能是定居在此的印度采猎者了，相反，或许他们就是将近东农业传遍南亚的那伙人！由于ASI血统和达罗毗荼语系的高度相关性，或许，南部ASI的形成过程，也就是达罗毗荼语系的传播过程。

这些结果所揭示的，是史前历史上并行发生的两个故事，地点就在两块差不多大小的欧亚次大陆上——欧洲和印度（见图18）。在两个区域里，首先都是在约9 000年前以后，发生了近东核心地区的农民向外扩散的事件，只不过从安纳托利亚出发的农民走向了欧洲，从伊朗出发

的农民则去了印度。他们带来了革命性的新技术，并在9 000年到4 000年前之间与已经在当地定居的采猎者人群发生了混血。然后，两块次大陆又都受到了第二波源自草原的人类迁徙的冲击。操着印欧语的颜那亚牧民一边前行，一边与路上碰到的已定居农民人群发生混血，在欧洲形成了与绳纹器文化有关的人群，在印度则形成了北部ANI。再然后，新形成的、融合了草原和农民血统的人群又在各自区域里，与此前定居下来的农民混血，进而形成了我们今天所看到的两处梯度变化。

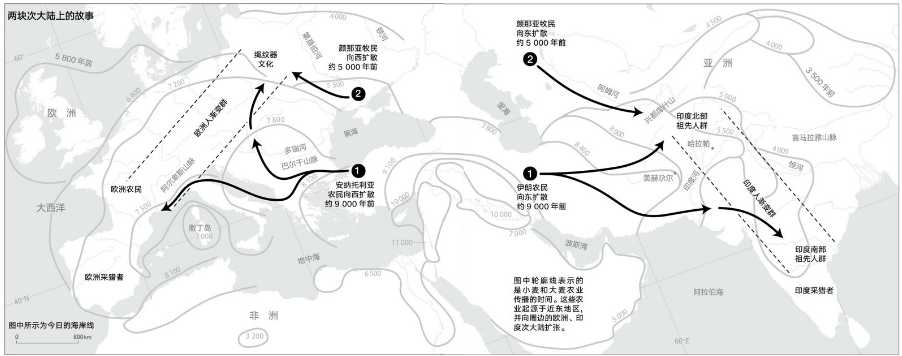


图18　两块次大陆上的故事

南亚和欧洲都受到了两次连续的人类迁徙的影响。第一次迁徙是在大约9 000年前以后，农民从近东地区出发，与本地的采猎者发生了混血。第二次是在大约5 000年前以后，来自草原的牧民与在路上相遇的本地农民发生混血。这些牧民可能讲印欧语系语言。融合后的人群再次发生混血，形成了两大渐变群，一条在欧洲，一条在印度。

遗传学数据显示，颜那亚人与在印度和欧洲发现的草原血统关系密切。很明显，有可能就是他们将印欧语系传播到了两块次大陆上。值得注意的是，帕特森对印度的人类历史所做的分析还为此提供了一条额外的证据。他关于印度人渐变群的模型是以北部ANI和南部ASI的简单融合为前提的。但是，当他继续努力，想把印度人渐变群内的每一个群体都一一验证一下，看看是否都符合这个模型的时候，他计算了草原相关血统和伊朗农民相关血统所占比例的比值，发现有6个群体的比值比预期的要高。所有这6个群体都处于种姓制度中的婆罗门之内。婆罗门在社会中的传统角色是祭司，以及守护那些用印欧梵文写就的古代文本的保管者。要知道，在帕特森测试的群体中，婆罗门只占了大约10%。所以，一个很自然的解释是，在北部ANI与南部ASI融合的时候，ANI并不是一个同质的人群，而是内部包含了各式各样的子群体，每个子群体的草原血统与伊朗人相关血统的比值独具特征。那些负责保管印欧语言和文化的人身上，草原血统的比例相对高一些，再加上种姓制度在维持血统和社会地位方面威力巨大，经过了数千年的代代相传后，北部ANI中

古老的人群子结构还是沉淀了下来，在当今的婆罗门身上仍然历历在目。还有，这一发现也为草原假说提供了另一条证据。从历经千年、由婆罗门祭司保留下来的宗教中能看出印欧文化的影子，所以不仅是印欧语系，还有印欧文化都有可能是由那些源自草原的祖先们传播开来的。

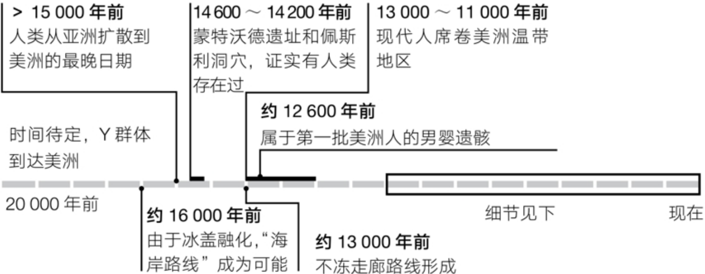
尽管如此，由于缺乏出自南亚的古DNA，人类在印度辗转流动的情景远不如我们的欧洲画卷清晰。一个大大的谜团还摆在那里：印度河流域文明的祖先是谁？他们在4 500年到3 800年前这段时间里，曾遍布印度河流域及印度北部的部分地区，而且正好处在所有的古代人类大流动的十字路口。我们尚未获得他们的古DNA数据，但是包括我在内的多个研究小组正在摩拳擦掌、跃跃欲试。在2015年的一次实验室会议上，我们团队的分析师们就印度河流域文明可能的遗传学源头打了个赌，每个人的赌约都大不相同。目前，桌面上有三种不同的可能性。第一种是，印度河流域文明的所有者是该地区第一批与伊朗人有关的农民的后代，而且他们在很大程度上并没有与其他人群发生过混血。他们的语言应该是一种早期的达罗毗荼语。第二种是，他们属于南部ASI，也就是伊朗农民和南亚采猎者混血的产物，如果是这样的话，他们的语言应该还是达罗毗荼语。第三种是，他们属于北部ANI，身上应该已经有了草原血统和伊朗农民相关血统。这么一来，他们说的就是印欧语了。每种可能性都各有奥妙、各有看头，但是只要有朝一日古DNA浮出水面，所有这些争论都将尘埃落定，印度历史上的种种谜团也很快会迎刃而解。

07

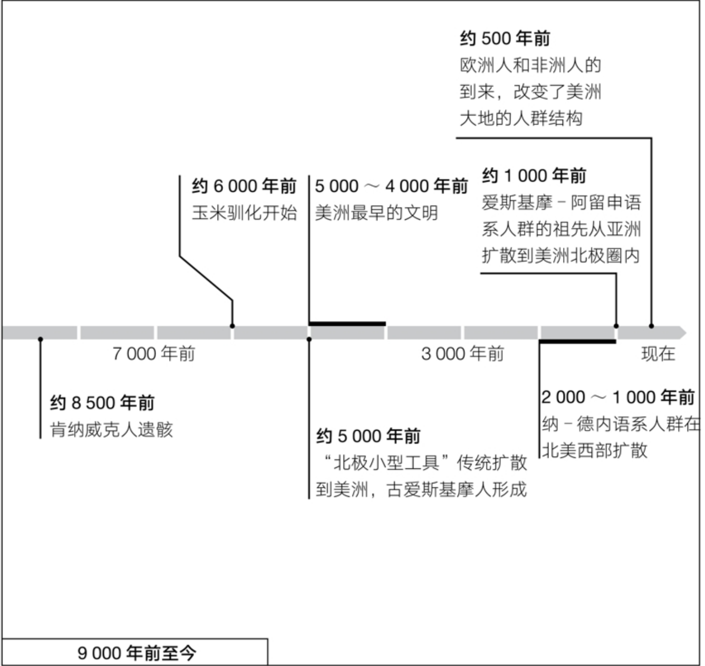
追寻美洲原住民的祖先

第二部分

人类迁徙到美洲



> 15 000 年前
人类从亚洲扩散到美洲的最晚日期
14 600 ～ 14 200 年前
蒙特沃德遗址和佩斯利洞穴，证实有人类存在过
13 000 ～ 11 000 年前
现代人席卷美洲温带地区
约 12 600 年前
属于第一批美洲人的男婴遗骸
时间待定，Y 群体到达美洲
20 000 年前
约 16 000 年前
由于冰盖融化，“海岸路线”成为可能
约 13 000 年前
不冻走廊路线形成
细节见下
现在



约 500 年前
欧洲人和非洲人的到来，改变了美洲大地的人群结构
约 6 000 年前
玉米驯化开始
5 000 ～ 4 000 年前
美洲最早的文明
约 1 000 年前
爱斯基摩 – 阿留申语系人群的祖先从亚洲扩散到美洲北极圈内
7 000 年前
3 000 年前
现在
约 8 500 年前
肯纳威克人遗骸
约 5 000 年前
“北极小型工具”传统扩散到美洲，古爱斯基摩人形成
2 000 ～ 1 000 年前
纳 – 德内语系人群在北美西部扩散
9 000 年前至今

人类起源的故事

居住在亚马孙河流域的苏瑞（Suruí）部落有一个关于人类起源的传说。神帕洛普（Palop）[(53)]首先创造了他自己的兄弟帕洛普·勒列谷（Palop　Leregu），然后创造了人类。神帕洛普给了美洲原住民们吊床和首饰，并教他们文身和嘴唇穿孔，但他没有把这些东西给白人。神帕洛普还创造了语言，给了每一个人群各自的语言，然后把他们分散到世界各地。[1]

研究苏瑞部落文化的人类学家们记录下了这个人类起源的传说。正如世界各地的其他起源传说一样，学者们认为这个传说也是虚构的，它能帮助我们了解这个部落的文化，但并不能告诉我们历史的事实。我们科学家也常常讲着自己的人类起源故事。我们很愿意相信我们的故事更好、更可靠，因为它们有着一系列来自科学研究的证据。但是，有时候我们还是应该谦逊一点。2012年的时候，我带领的一个团队在研究之后认为，所有中美洲以南的原住民部落，包括苏瑞部落，都来自一个共同的祖先群体。这个祖先群体在不早于15　000年前的某个时候越过北方的大冰盖开始朝南迁徙。[2]这个假说跟考古学的共识也是相吻合的。所以，我对这个假说是如此有信心，以至于我给这个祖先群体起名“第一批美洲人”，以此来强调他们是一个起到奠基作用的支系。3年之后，我发现我错了。苏瑞部落以及其他临近的亚马孙部落有一部分祖先来自一个不同的美洲奠基支系。这个奠基支系到达美洲的时间和路线尚不清楚。[3]

如果说研究美洲历史的学者们能够达成什么共识的话，那么它应该是：跟人类在非洲和欧亚大陆漫长的居住历史相比，人类在美洲的居住历史短暂得就像是转眼一瞬间。人类这么迟才到达美洲，原因在于美洲与欧亚大陆之间巨大的地理障碍——西伯利亚大片寒冷、严酷而且贫瘠的土地，还有美洲东西两边的大洋。直到末次冰期，有能力在严寒条件下生存下来的人类祖先才终于到达了西伯利亚的东北角落。那个时候，海平面很低，在当今白令海峡的区域有一个露出海面的连接两块大陆的陆桥。我们的人类祖先沿着这条陆桥进入了阿拉斯加。到达那里以后，我们的祖先虽然能够在那里生存，但没有办法向南迁徙。至少，在陆地上迁徙是不可能的，因为当时覆盖加拿大的、上千米厚的冰盖形成了一道冰川的长城，阻挡了南下的道路。

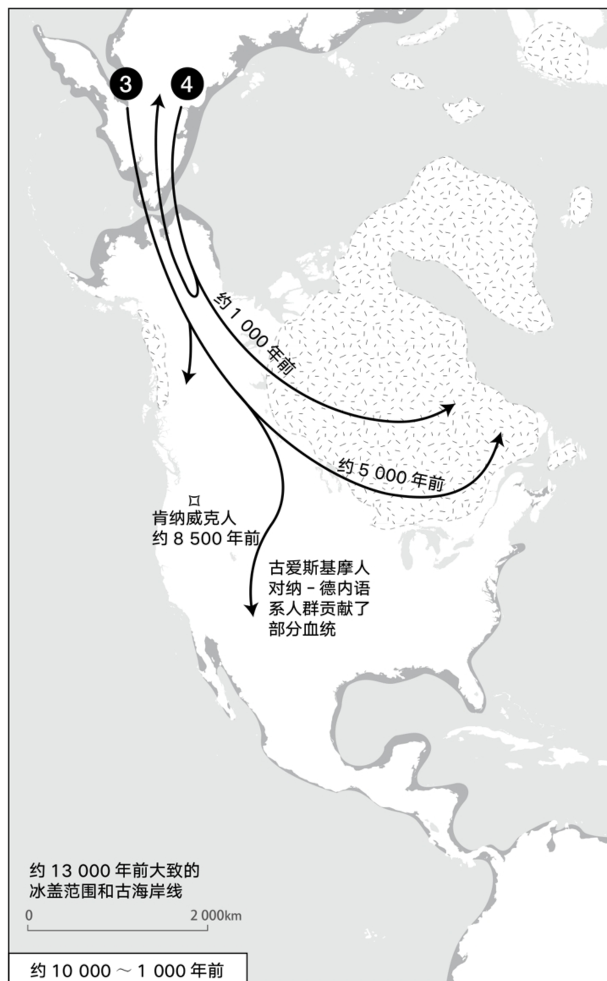
我们人类祖先是如何进入美洲的呢（见图19）？一直到20年前，最

主要的假说仍然认为，美洲伊甸园大门的打开不会早于13 000年以前。动植物遗骸以及对冰川样本放射性碳定年的结果表明，只有到了这个时间，冰盖的融化才足以形成一条贯穿南北的间隙，植被才有可能开始取代荒芜的岩石、泥沼和冰川径流。[4]在科学的故事里，这一条“不冻走廊”正如《出埃及记》里记载的以色列人穿越红海的通道。一旦我们的人类祖先穿过了这一条通道，他们就进入了广袤的北美大平原，那里生存着从来没有见过人类的大型动物。在不到1 000年的时间里，我们祖先的踪迹就到达了南美洲最南端的火地岛。曾经生活在南北美洲广阔大地上的野牛、猛犸象和乳齿象都成了我们祖先盘中的大餐。



图19 遗传学证据显示至少有四个进入美洲的迁徙事件

至少有两个迁徙事件把现代人的足迹带到了远至南美洲的地方（左图），还有至少两个迁徙事件主要影响了北美洲的北部（右图）。



关于人类最早是从亚洲进入美洲的想法，可以追溯到1590年的耶稣会博物学家若泽·德·阿科斯塔（José de Acosta）。直到今天，绝大多数学者依然认可这个想法。阿科斯塔认为，我们的远古祖先基本不可能通过航海穿过浩瀚的海洋到达美洲，于是他推测新旧大陆应该有接壤，而且这个接壤地带应该就在当时还没有测绘的北极地区。[5]当库克船长的环球航行发现了狭窄的白令海峡后，这个想法的可信度就更高了。

人类在末次冰期结束之前就已经生存在气候温和的美洲了，关于这一点的科学证据首先来自20世纪二三十年代的考古学。当时，在美国新墨西哥州福尔瑟姆和克洛维斯地区进行考古工作的考古学家们发现了人类遗物和石器工具，包括跟已灭绝的猛犸象的骨头混在一起的矛头。这些都是当时就已经存在着人类的确凿证据。后来，在北美的数百个考古

遗址中，都发现了克洛维斯风格的矛头(54)，有一些还是嵌在野牛和猛犸象的遗骸里的。这种跨越巨大地理距离、依然保持相似风格的模式，跟后续历史时期里不同文化拥有不同石器风格的模式形成了鲜明的对比，暗示着克洛维斯文化的扩张非常迅速（因为当时我们的祖先进入了一个无人的真空地带）。考古学证据显示的克洛维斯文化出现的时间，正好跟地质学证据显示的不冻走廊出现的时间相吻合。所以很自然地，我们会认为克洛维斯人是第一批穿过北美大冰盖的现代人，也是今天所有美洲原住民的祖先。

这个“克洛维斯人最先到达美洲”的假说成了描述美洲史前历史的标准模型。因为这个假说，考古学者们对存在着比克洛维斯文化更久远的遗址的可能性充满了怀疑。[6]它也影响了一些语言学学者，他们认为现在形形色色的美洲原住民语言都有一个共同的来源。[7]当时存在的线粒体DNA数据也跟这个假说相吻合：现有美洲原住民的绝大部分血统都来自一个单一祖先群体的辐射演化。但依靠当时仅有的数据，并不能确定这个辐射演化是发生在克洛维斯文化时期还是在它之前。[8]

1997年，“克洛维斯人最先到达美洲”这个假说受到了一次重大冲击。那一年，来自智利蒙特沃德（Monte Verde）遗址的考古结果发表了。考古学家们在这个遗址里发现了被屠宰的乳齿象的遗骨、木质建筑的遗迹、打了结的绳索、古代的火炉，还有跟北美克洛维斯文化完全不同风格的石器。[9]放射性碳定年的结果显示，有一些遗物的年代是在14 000年前左右，而这肯定是在北方几千公里以外的不冻走廊出现之前。

同一年，一群疑窦重重的考古学家们专程去蒙特沃德遗址一探究竟。这一群考古学家曾经否定过许多关于存在着比克洛维斯文化更古老的文化的主张，他们当然也不相信蒙特沃德遗址能够如此古老。但是，在亲自访问之后，他们被说服了。自他们认可蒙特沃德遗址之后，更多的其他地方的、同样古老的遗址也被确认了。这些遗址都表明：在不冻走廊出现之前、在克洛维斯文化之前，现代人就已经出现在美洲大陆上了。另外一个几乎同样有力的考古学证据来自美国西北部俄勒冈州的佩斯利洞穴（Paisley Caves）遗址。考古学家在洞穴的沉积物中发现了古代人类的粪便化石。这些化石经年代测定发现是来自14 000年前左右，而且科学家还能从中提取出人类的线粒体DNA。[10]

在不冻走廊出现以前，我们的祖先是如何穿越冰盖到达南方的呢？在冰期的最盛期，巨大的冰川群延伸进入海洋，在加拿大的西部海岸上形成了超过1 000公里长的地理障碍。但是在20世纪90年代，地质学家

和考古学家通过重建冰线后退时间发现，在16 000年前以后，部分海岸线上就已经没有冰了。迄今为止，我们还没有在现有的海岸线附近发现这一时期的人类遗址。这是因为，自从末次冰期以来海平面已经上升了超过100米，淹没了所有可能存在的、海岸上的人类遗址。所以，这一时期考古遗址的缺乏并不能证明当时美洲没有人类的居住。如果这个“海岸路线”假说是正确的，那么我们的祖先可能就是在那个时间，或者在那之后（但也不能太晚，因为需要足够的时间到蒙特沃德去），开始沿着没有冰的海岸朝南迁徙，期间可能利用了船或者竹筏，从海面上绕过那些还被冰覆盖的海岸，最终在内陆不冻走廊出现的几千年前就到达了冰盖的南边。

现在，古DNA研究也进一步确认“克洛维斯人最先到达美洲”这个假说是错误的，因为它完全忽略了美洲原住民人群历史深处的一个古老的祖先支系。2014年，艾斯克·维勒斯列夫和同事们发表了在蒙大拿州挖掘出来的一个男婴遗骸的全基因组数据。根据这个遗骸的考古学情境，我们可以把他归类为克洛维斯人，放射性碳定年结果也显示他的年代稍晚于13 000年前。[11]基因组分析的结果表明，这个男婴肯定跟现有的绝大多数美洲原住民一样，来自同一个祖先群体，但是他的遗传学数据也表明，在这个男婴生存的时代，美洲原住民中就已经存在着一个很久远的分裂隔离了。隔离的一边，就是克洛维斯男婴以及今天所有中南美洲原住民的绝大多数祖先。隔离的另一边，则是当下生活在加拿大中部和东部的原住民的主要祖先。这种情况之所以能够产生，唯一可能的解释就是在克洛维斯文化以前，美洲就已经生存着一个人类群体，就是从这个人类群体衍生出了主要的美洲原住民支系。

遗传学研究陷入困境

古DNA研究，例如对克洛维斯男婴的研究，有可能帮助我们解决关于美洲原住民人群历史的诸多争议。但是，这些研究结果在当下原住民中激起的反响却不一定是完全正面的。这是因为，在过去500年的历史里，欧裔人群多次打着西方科学的名号剥削、利用了美洲的原住民。这些不愉快的历史使得一些原住民群体对学术界充满疑虑、缺乏信任。这种不信任也使得许多新的遗传学研究难以开展。

1492年，欧洲人到达了美洲大陆，他们不仅带来了疾病和战争，还建立了一套剥削美洲原住民和传播基督教的政治经济体制。在这多重压

力之下，美洲原住民的人口和文化都轰然倒塌。而历史是由胜利者书写的。欧洲人在征服美洲之后对美洲历史的重写尤其彻底，因为在欧洲人到来之前的美洲，除了中美洲，基本没有文字。在墨西哥，西班牙殖民者烧毁了古籍，把几乎所有的原住民文字都付之一炬。不仅文字，口述的历史和传统也遭受了冲击。语言的改变、宗教的转换，还有对美洲原住民传统生活方式的歧视，都把美洲原住民的文化贬谪到一个低于欧洲文化的地位。

现代基因组学为复原过去的历史提供了一种意想不到的工具。非裔美国人就处在利用遗传学追祖溯源的最前线。他们是另外一群被修改了历史的人，换句话说，他们原本生活在非洲的祖先被绑架到美洲成了奴隶。在美洲原住民群体里，尽管也有些个体对自己的遗传历史非常感兴趣，但部落议事会有时候却充满了敌意。一种常见的担忧是，对美洲原住民历史的遗传学研究又是欧洲人企图“教化”他们的一种尝试。而过去那些类似的尝试，例如传播基督教和推广西方文化，都导致了美洲原住民文化的解体。另外一种担忧是，以前一些科学家对原住民开展研究，其实是为了解答对其他人群有利的问题，而没有关注与原住民本身利益相关的问题。

对美洲原住民的遗传学研究最早表示强烈反对的群体之一，是亚马孙河流域的卡利吉亚纳（Karitiana）部落。1996年，有一些医生从卡利吉亚纳部落采集血样并且承诺给参与者提供更多更好的医疗服务。但他们并没有兑现这个承诺。这个事情让卡利吉亚纳人非常恼怒。他们后来领导了对一个人类遗传学国际研究项目的抗议，反对这个项目使用他们的遗传学数据，并最终导致这个国际项目得不到研究资金。该项目就是人类基因组多样性项目。具有讽刺意味的是，在后续研究美洲原住民与其他人群相互关系的项目中，卡利吉亚纳部落的DNA样本是最常被使用的，比其他任何一个部落都多。然而，这些被广泛研究的卡利吉亚纳部落的DNA样本，并不是来自1996年的饱受争议的那一批。这批样本是在1987年收集的，当时的参与者都被告知了研究的目的，而且他们的参与都是自愿的。[12]可惜，后来卡利吉亚纳部落被剥削、被利用的经历，给现在的DNA研究蒙上了一层阴影。

另外一个强烈的反对者则来自哈瓦苏派（Havasupai）部落。这个部落住在美国西南部的大峡谷地区。1989年，来自亚利桑那州立大学的研究人员从哈瓦苏派部落收集血样数据，来研究这个部落2型糖尿病高发的原因。当时的参与者都签署了知情同意书来参与这项“研究行为和生

理疾病致病原因”的项目。这个知情同意书中的模糊用语，给后来研究人员扩展研究的问题和对象都留下了余地。这些数据被分享给了更多的研究人员，以研究各种不同的问题，例如精神分裂症、哈瓦苏派部落的史前历史等。哈瓦苏派部落的代表认为，这些样本的使用已经超出了他们的族人原先应允的范围。也就是说，虽然知情同意书上白纸黑字写的是比较宽泛的各种疾病，但是该部落的人认为这些样本的收集就只是为了研究糖尿病。这个争议最终导致了诉讼。亚利桑那州立大学不得不归还所有的样本并且赔偿70万美元。[13]

在一些部落，对遗传学研究的敌视甚至还被写进了部落法。纳瓦霍（Navajo）部落(55)正如许多其他在美国的原住民部落一样，按照与美国政府的条约，在政治上是部分独立的。2002年，纳瓦霍部落通过了一项“暂停遗传学研究”的政策，禁止所有部落成员参与遗传学研究，不管这些研究关注的是疾病还是人群历史。纳瓦霍部落还专门准备了一个文件，总结了这个政策并且罗列了研究人员必须遵守的多个要点。这个文件里写道：“部落严格禁止对人类基因组的检测。纳瓦霍人是由‘变化女神’（Changing Woman）创造的(56)，所以纳瓦霍人知道自己是从哪里来的。”[14]

我第一次知道纳瓦霍部落的“暂停遗传学研究”政策是在2012年。当时我正在准备的一篇关于多个美洲原住民部落的遗传差异的文章已经接近完成。在收到同行评审对这个文章的正面反馈之后，我给所有为这个项目提供了样本的研究者发出一个请求。我请求他们再一次核查这些样本相关的知情同意书，以确认这些样本确实可以用来研究种群历史。我同时要求他们确认他们本人同意把这些样本使用到我们项目中。结果，包括纳瓦霍部落在内的3个部落，退出了我们的项目。3个部落都来自美国，反映了美国遗传学研究者在对原住民进行遗传学研究上的担忧和谨慎。2013年，我参加了一个关于美洲原住民遗传学研究的研讨会。在这个会议上有多个研究人员站出来说，卡利吉亚纳、哈瓦苏派、纳瓦霍还有其他部落的强烈反应，已经使得他们成了惊弓之鸟，不愿意从事任何跟原住民相关的研究了，包括那些与疾病相关的研究。

当下的情况，使许多想研究美洲原住民遗传差异的科学家非常沮丧。我理解欧洲人和非洲人来到美洲给原住民带来的毁灭性影响，我和同事们也能够在基因组层面上看到这种历史事件留下的印记。但是我还没有发现任何分子生物学研究，包括遗传学研究，对任何人群造成巨大伤害的例子。这是一个基本上是在第二次世界大战以后才发展起来的领

域。当然，确实是有一些众所周知的、未经当事人同意误用或者滥用生物样本的例子，而且这些事情也不仅仅发生在美洲原住民身上。一个最有名的例子大概就是海拉细胞系，这个细胞系来自巴尔的摩的一位非裔美国妇女海莉耶塔·拉克斯（Henrietta Lacks）的宫颈癌肿瘤细胞。在海莉耶塔·拉克斯死后，医院人员在没有她本人同意也没有她的家人知情的情况下，把这个细胞系分享给了全世界几千个实验室，使它成为癌症研究的一大支柱。[15]

总体上，我觉得我们可以说：现代的关于DNA差异的科学研究是一股好的促进社会发展的力量。这些研究不仅仅针对美洲原住民，也包括许多其他的人群，例如南非桑人、犹太人、欧洲罗姆人，还有南亚不同的部落和种姓群体。这些研究不仅能帮助我们认识和治疗这些人群里的不同疾病，也能帮助我们打破那些助长种族歧视的刻板印象。我常常在想，一些美洲原住民对科学研究的不信任是否反而给他们自身带来了巨大的伤害。我也常常想，作为一位遗传学研究者，我除了单纯尊重他们不参加遗传学研究的意愿以外，是否应该承担更多的责任？我是否应该更加坚定地宣扬遗传学的价值？

纳瓦霍部落从我们的研究中退出是一件很令人心痛的事情，因为他们这批样本收集过程中的知情同意工作是做得最好的项目之一。跟我们分享这批样本的研究人员亲自收集了它们，所以这里不会出现在很多人之间信息传递出现歧义的情况。1993年，这位研究人员在纳瓦霍族保留地的达安学院（Diné College）组织了一个“DNA日”活动。这批样本的收集便是这个活动的一部分。在收集的过程之中，研究人员明确解释收集这批样本的研究目的是广泛的群体历史研究，尤其是那些能够“突出地球上所有人都是紧密联系的，以及强调人类起源的一致性”的研究。那些自愿参加这个项目的纳瓦霍人签署了一份知情同意书，表示他们理解这个项目的目的，而且自愿参加。但这些个体的自主决定，在9年以后被这个部落的暂停政策给否决了。

我们是应该尊重那些自愿捐献样本的大学生们的个人意愿，还是部落的后续政策？当时，我们遵从了那位忧心忡忡的研究人员的请求，没有把这些样本加入到我们的研究中。我一直对这个决定耿耿于怀。我认为，使用这些样本才是对那些捐献它们的个体最大的尊重，毕竟他们自愿选择了捐献这些样本来研究他们自己的历史。但是，我也理解不同的文化有不同的看法。现在，在一些美洲原住民的伦理学家和部落首领之间兴起了一项运动。他们认为，所有以部落为研究对象的项目都必须经

过部落协商才能开展，不能仅仅依靠个人的知情同意。[16]这些要求促使一些国际性研究项目在使用样本之前不仅征求了个人的知情同意，还举行了部落协商。[17]现有的极少数研究美洲原住民遗传多样性的研究人员，在开展项目之前几乎都会事先咨询部落首领对项目设计的反馈。有时候他们还专门征求明确的部落知情同意，虽然在法律上他们是没有必要这样做的。

关于遗传学研究的伦理责任有一个基本的问题。当我研究一个人的基因组的时候，我知道的不仅仅是这个人的基因组，还有他家庭的、他祖先的。我还可以由此知道部落其他人的遗传背景，因为这些人有着共同的祖先。在这种情况下，我的责任是什么呢？对于我的研究对象们、他们的亲属、他们的族群，以至于人类这个物种整体，我应该各承担什么责任呢？一种极端的情况就是，在开展任何研究项目之前我们都需要咨询每一个人类个体。在这种情况下，想要在人类遗传学研究以及遗传医学研究上取得进展几乎是不可能的。对于一个普通大小的实验室来说，像我的实验室，我们根本没有足够的时间去跟每一个相关的部落沟通。

我自己的想法是，作为一个科学共同体，我们需要找到一条中间的道路。一方面，我们不需要从每一个有可能相关的群体或者部落获得研究许可。另一方面，我们科学家在研究美洲原住民的人群历史的时候，需要主动开展有效的交流活动，以此保证我们所写的每一篇研究论文都细致考虑到原住民传统的看法。原住民们的担忧是有道理的，这是他们在历史上长期遭受剥削和利用的结果。具体如何实现这条中间道路，还需要进一步的讨论和工作。我觉得我们不可能找到一个让所有人都满意的方案。但是，我们必须尽力去改变当前的状况。现在，许多研究人员都不愿意去研究美洲原住民的遗传多样性。不仅因为他们害怕由此招来批评，也因为如果要做这类研究，他们需要遵从那些部落代表和学者的要求，耗费巨大的精力去完成所有的部落协商。这种现状的后果之一，就是把美洲原住民的遗传学研究打入了冷宫——只有极少数的研究项目关注原住民的状况。这大概是所有人都不愿意看到的，除非是那些极度敌视科学研究的人。

为争夺遗骸对薄公堂

跟使用当下人群的数据进行人群历史研究相比，使用古DNA研究在

大多情况下不会让人太紧张焦虑。但也不是所有的时候都如此。1990年，美国国会通过了《美国原住民墓葬保护与归还法》（*Native American Graves Proection and Repatriation Act*，简称NAGPRA）。这个法律要求所有受到美国政府资助的研究机构联系相关美国原住民部落，主动提出把文化遗产归还给他们，包括把遗骸归还给那些能够证明有血缘或者文化联系的部落，由他们重新埋葬。这个法律的实施也意味着越来越多美洲原住民的遗骸将被归还给某些部落，而我们对这些样本进行古DNA研究的机会也越来越少。受这个法律影响最大的是那些来自过去1 000年里的考古学遗物，因为这些遗物跟当前的某个部落比较容易建立文化关系。而对于那些更老的遗物，例如1996年在美国华盛顿州发现的、一具来自大约8 500年前的肯纳威克人（Kennewick Man）的遗骸，要建立这种文化联系就很困难了。

一开始，有5个美洲原住民部落认为肯纳威克人是他们的祖先，要求把这具遗骸归还给他们。但是法院认为并没有充分的科学证据证明肯纳威克人跟这些部落有文化或者血缘联系，所以它并不符合NAGPRA的规定。有一群反对归还遗骸的科学家认为，根据骨骼形态学研究的结果，这具遗骸更接近环太平洋的亚洲人和太平洋群岛居民，而不是现今的美洲原住民。[18]为了解决这个争端，在2015年，艾斯克·维勒斯列夫和他的同事提取并研究了来自肯纳威克人的DNA。结果，他们发现那些形态学研究的结论是错误的，[19]肯纳威克人在遗传上确实跟现在大多数原住民有着共同的祖先。

在所有同时进行了古DNA和形态学分析的研究项目中，古DNA的结果总是比形态学分析结果更可靠。原因很简单，对骨骼的形态学研究只能分析少数在个体间有差异的性状，所以常常只能给出不确定的人群分类。而遗传学研究可以分析成千上万个相互独立的基因组位点，所以能达到非常精确的人群分类。因此，如果基于少数形态学的性状对肯纳威克人的某个个体进行人群分类，是无法令人信服地区分环太平洋人群和美洲原住民的，而遗传学数据则可以。

虽然古DNA研究结果提供了清楚的证据，证明肯纳威克人跟原住民有血缘关系，但是它并没有进一步证明该个体跟那5个认他为祖先的华盛顿州部落有什么特殊、强烈的关系。那篇发表了肯纳威克人基因组的论文，同时也从科尔维尔部落（Colville tribe）收集了DNA样本。科尔维尔部落正是声称跟他有血缘关系的部落之一。这篇论文认为，他们的数据支持肯纳威克人跟科尔维尔部落之间有着直接的血缘关系。但是，

这个论文只分析了这一个来自美国本土48州[57]的原住民部落，许多其他的部落都没有被加入到这个分析中。而且，如果仔细看这个论文的细节，我们可以发现其实并没有什么强烈的证据，能够证明肯纳威克人跟科尔维尔部落的关系比他跟那些远在南美洲的原住民部落的关系更加亲近。[20]科尔维尔部落的DNA数据并没有公开，所以没有科学家能够进行独立的验证。事实上，虽然发表这篇论文的科学杂志把分享数据作为发表论文的一个条件，但是当我联系原作者索取这些数据的时候，他们拒绝了我的请求。

像对肯纳威克人一样，一厢情愿地对遗传学数据进行解读的例子还真不少。2017年，有一个项目研究了从加拿大太平洋沿岸的一个岛屿上挖掘出来的、一具来自大约10 300年前的遗骸。这个项目声称他们找到了证据，证明这一个支系的美洲原住民从那时开始就一直生活在当地。[21]但是，对此论文结果的检查发现，其实这个个体跟当地原住民的关系，也并没有比跟南美洲原住民的关系更加亲近。

以这两个例子为代表，古DNA文献里越来越多地出现了这种未经证实的、号称某具古代遗骸跟某个当下人群存在直接亲缘关系的主张。这个问题不仅仅发生在美洲。跟原住民合作的科学家们有内在的动力去鼓吹这些主张，因为原住民部落欢迎这样，也会因此更愿意允许这些科学家到他们部落里采集样本。应有的、正常的科学研究过程，也就是那种科学家能够直言某主张不受证据支持的过程，也无法正常运行。科学家们的忧虑来自两个方面。一方面，当一个群体的成员参与到关于他们自己人群历史的科学研究中的时候，他们渴望某种主张被证明正确的愿望会误导他们对研究发现的解读。另一方面，没有参与到研究中的科学家们，也会因为担心被指责而不敢指出研究中存在的问题。

肯纳威克人事件争议重重，最终是通过对簿公堂由法院裁决的。这个事件在学术界和原住民部落之间制造了强烈的敌意。它给乐于研究原住民人群历史的科学工作者带来了极为恶劣的影响，也使得开展这种类型的研究更加困难。我个人与许多研究原住民史前史的考古学家、人类学家和博物馆馆长交流过，我可以清楚地感觉到，他们许多人都觉得，归还这些在科学上非常重要的遗骸是重大的损失。尽管他们也承认，许多这些收藏品都是在美国政府征用原住民土地的过程中通过不正当手段收集的，但是他们认为现在这些文化遗产还是应该交由博物馆保存。[22]与科学工作者们的失落感相对应的，是许多美洲原住民对祖先遗骨受到了冒犯所感受到的同样强烈的失落感。

为了解决这些利益冲突和履行法律的要求，现在许多博物馆都专门雇用了“NAGPRA主管”。他们的工作任务就是识别那些跟某个原住民部落有关联的文化遗产或者遗骸，然后联系部落的代表以归还这些收藏品。但是，根据我亲自跟这些NAGPRA主管们打交道的经验，虽然他们致力于履行这个法律条款而且非常职业地开展他们的工作，但是他们也非常小心，不会随意归还收藏品。如果有收藏品在没有被明确证明存在血缘或者文化联系的情况下就被归还了，正如发生在肯纳威克人遗骸上的事情一样，他们会痛心不已。

在与原住民合作进行古DNA研究方面取得突破的一个遗传学家是艾斯克·维勒斯列夫。他主导的古DNA研究不仅包括了之前提到的肯纳威克人，还有许多其他的古原住民遗骸。在所有这些研究中，维勒斯列夫都得到了原住民群体的支持和合作。他非常聪明地采取了一种创新的方式，但这种方式并不能让考古学界和博物馆学界里的所有人接受。维勒斯列夫认识到，原住民群体跟遗传学家其实是有共同利益的：古DNA研究可以帮助原住民群体找到证据索回遗骸。这种策略确实成功了。成功的例子包括：一个来自大约100年前的澳大利亚原住民的头发样本[23]，那个有着大约13 000年历史的克洛维斯男婴的遗骸[24]，还有那个有着大约8 500年历史的肯纳威克人的遗骸[25]。在处理这三个样本的过程中，维勒斯列夫在取得古DNA研究结果后都是亲自跟原住民部落直接交流，而不是遵循常规的程序，例如根据NAGPRA设立的程序。

虽然维勒斯列夫在正规程序之外直接跟原住民部落交流的做法受到了考古学界不少学者的非议，他确实取得了不少成功的进展。在澳大利亚，他通过与原住民在那个有着100年历史的头发样本上的合作，为双方建立了信任感，并促成了一个规模大得多的、研究当下多个澳洲原住民部落的新项目。这个新项目的研究成果已经在2016年由维勒斯列夫和他的同事发表。[26]类似地，在美国，维勒斯列夫通过跟原住民在克洛维斯人和肯纳威克人上的合作，也培养了信任感，让原住民部落更愿意支持其他的古DNA研究。

关于这方面进展的一个非常精彩的例子来自从内华达州的“仙人洞”（Spirit Cave）挖掘出来的一些遗骸。这些遗骸大概有11 000年的历史。2000年，美国国土管理局否决了法伦派尤特－休休尼部落（Fallon Paiute-Shoshone tribe）索回这些遗骸的请求。国土管理局的理由是：没有证据证明，这些遗骸跟这个部落有着血缘或者文化上的联系。于是，该部落起诉了国土管理局，并从此进入了漫长的、看不到终点的诉

讼过程。该诉讼也使得科学工作者可以研究这些遗骸，以确定它们是否跟法伦派尤特 - 休休尼部落有血缘上的关系。2015年10月，在发表了关于肯纳威克人的论文后，维勒斯列夫得到授权对这一批遗骸进行古DNA研究。一年之后，他给国土管理局提交了一份技术报告，证明这些个体跟当下的美洲原住民部落一样，来自一个共同的远古祖先。基于这一份报告，国土管理局决定把这些遗骸归还给法伦派尤特 - 休休尼部落。[27]

一个NAGPRA主管跟我交流过对这个决定的看法，他表示非常不解。他认为，这个决定超过了NAGPRA法律条款的要求。该条款要求证据能证明遗骸跟法伦派尤特 - 休休尼部落有超过其他部落的更紧密的联系，而维勒斯列夫的报告很显然并没有证明这一点。但是，当我跟维勒斯列夫聊起这些归还遗骸的决定时，他的看法是NAGPRA法律条款的具体要求其实并不重要，实际操作的标准已经改变，只是法律条款没有跟上现实罢了。一篇发表在科学杂志《自然》上的文章，在讨论关于归还仙人洞遗骸的决定时，引用了人类学家丹尼斯·奥罗克（Dennis O'Rourke）的看法，认为这个决定为将来树立了榜样——原住民部落可以跟遗传学家合作决定对哪些遗骸进行研究和重新埋葬。人类学家金伯莉·陶贝尔（Kimberley TallBear）认为，这个仙人洞遗骸事件说明，原住民部落跟科学家之间的关系并不一定是相互对抗的："原住民部落不会接受强行灌输给他们的科学世界观……但他们确实也有对科学研究的兴趣。"[28]

古DNA可以提供证据帮助原住民部落确立与博物馆里某件遗骸的关系并且帮助他们索回遗骸。维勒斯列夫的这一个想法为改善学术界与原住民部落之间日益恶化的关系提供了意想不到的机会。

美洲原住民部落与遗传学家之间其实有着另外一个还没有实现的共同利益，即通过研究古基因组之间的遗传差异，我们有可能估算出1492年以前美洲原住民部落的群体大小。对于美洲原住民部落来说，这是一个非常重要的问题。有证据显示，欧洲人的到来以及随之而来的传染病，使得美洲原住民部落的群体大小锐减至大约原来的1/10，进而导致之前复杂的社会结构解体。欧洲殖民者常常认为当他们的祖先来到美洲的时候，只遇到了为数不多的美洲原住民。这也成为他们吞并美洲原住民土地的道德合理性之一。将历史上美洲原住民的群体大小尽可能地最小化，以及声称在欧洲人到达之前，美洲没有或者只有极少数复杂的文明社会，是欧洲殖民者的惯用伎俩。[29]

我希望，随着基因组革命的结果被更加广泛地接受，美洲原住民们

也能够进一步认识到，DNA可以是一个帮助他们寻根问祖、确立部落间关系的工具。这种对DNA潜力的认识虽然不能解决美洲原住民伦理学家和部落首领提出来的所有忧虑，但是它可能帮助减少美洲原住民与学术界之间的对抗，促进相互理解甚至相互合作。

第一批美洲人的遗传学证据

关于美洲原住民人群历史的第一个全基因组层面的研究发表于2012年。这个研究来自我的实验室。它使用了来自52个不同的人群的数据。但是，这项研究有一个巨大的局限：由于原住民对遗传学研究的戒心，我们没有得到任何来自美国本土48州的样本。尽管如此，从美洲大陆的绝大多数其他地方，我们还是得到了非常多样化的原住民的样本。这些样本为我们认识美洲的过去提供了新的信息。[30]

我们研究的大多数个体的基因组里都有一小部分是来自过去500年里的非洲人或者欧洲人祖先。这正反映了欧洲殖民者的到来给这片大陆带来的巨大动荡。在许多分析中，我们使用了未经混血的个体。但是在一些群体中，尤其是那些来自加拿大的群体，所有我们取样的个体都带有一部分非美洲原住民的血统。为了在研究中使用这些个体，我们使用了一种方法来识别基因组里那些来自欧洲或者非洲祖先的片段。这些基因组片段含有多个在欧洲人群或者非洲人群里高频、但是在美洲原住民群体里低频的遗传差异位点。在基因组里覆盖掉这些片段，可以帮助我们剥掉过去500年美洲人群融合的历史，由此剩下的基因组部分，便可以告诉我们在与欧洲文明接触之前美洲原住民的人群历史以及部落间的关系。

我们使用四群体检验法对所有的美洲原住民部落进行了两两比较。我们想知道，欧亚人群，例如中国的汉族人，是否跟被测试的两个美洲原住民部落中的其中一个关系更近。在总共52个美洲原住民部落中，有47个跟亚洲人的亲近关系不相上下。这说明绝大多数当下的美洲原住民部落，包括所有墨西哥以南的部落和加拿大东部的部落，都来自同一个祖先支系。（剩下的5个部落全部都来自北极圈或者阿拉斯加和加拿大的太平洋西北海岸。有证据显示他们的部分祖先来自其他支系。）所以，当下不同美洲原住民部落之间的巨大形态学差异，并不是因为他们有着不同的来自欧亚大陆的起源，而是因为他们从同一个祖先支系分化之后有着各自的演化。我们把这一个共同祖先支系称为“第一批美洲

人”。

我们提出的假说认为，我们发现的“第一批美洲人”的支系所代表的，是第一批到达北美大冰盖以南的现代人及其后代，不管他们是通过不冻走廊还是海岸路线到达的。基因组研究迄今还没有确定这个群体的人口数目以及他们存在了多少世代。但无论其他的细节如何，我们认为，这一小股人群迁徙进入了一个人类的真空地带，并且开始了极为迅速的扩张。

遗传学证据为这个假说在整体框架上的正确性提供了支持。随着一次又一次地使用四群体检验，我们很清楚地发现，从北美洲北部到南美洲南部，绝大多数的美洲原住民部落相互之间的关系大致就像一棵树上多个不同的分枝。这种模式与欧亚大陆上人群之间的相互关系形成了鲜明的对比。大多数美洲原住民部落从主树干分开后再没有发生过混血融合。他们的分离大致上遵循一种从北到南的模式，符合如下可能的历史过程：在祖先群体朝南迁徙的过程中，不时有一些小群体分离并停留在原地附近生活至今。对这个模式来说最显著的例外是那个不早于13 000年前的克洛维斯男婴。他是在美国蒙大拿州很接近加拿大边境的地方被发现的。但是跟他关系最近的当今美洲原住民部落并不在这些地方，说明在这个男婴所处的时代之后，肯定发生了某些重大的群体迁徙事件。

在美洲的有些地方，古DNA数据支持某些群体在同一个地方生存了几千年的理论。根据我和拉尔斯·费伦 - 施米茨（Lars Fehren-Schmitz）对远至9 000年前的秘鲁人的研究结果，该区域的原住民群体保持了长久、连续的血统。所有我们研究过的、来自秘鲁的古基因组，在血缘关系上跟他们最接近的都是当地的其他古基因组，或者当下使用克丘亚语和艾马拉语的秘鲁原住民部落，而不是任何其他的当下南美洲原住民部落。类似地，我们发现阿根廷南部原住民的血统在当地维持了接近8 000年，而巴西南部的原住民维持了近1万年。不列颠哥伦比亚省太平洋沿岸岛屿上的原住民也有着类似的情况。他们的部分血统至少可以追溯到6 000年前当地的祖先部落，尽管没有明确的证据证明可以进一步追溯到1万年前。[31]在所有这些地方，古基因组都是跟当地的原住民部落血缘关系最近，而不是其他地方的。

基因组学“复活”了约瑟夫·格林伯格

关于第一批美洲人扩张历史的遗传学发现，也帮助解决了一个语言

学上的争论。早在17世纪，人们就注意到了美洲原住民语言超乎寻常的多样性。一些欧洲传教士认为这是魔鬼的伎俩，企图阻止他们向美洲原住民传教，因为他们为了给一个部落传教而学会的语言，到了一个新的部落那里就没有用了，不得不重新学习新的语言。语言学家大致可以分成两类：分割派（splitters）与统合派（lumpers）。分割派强调语言之间的差异，而统合派则强调它们共同的起源。莱尔·坎贝尔（Lyle Campbell）是最极端的分割派中的一位。他把大约1 000多种美洲原住民语言划分为大约200个语系。此处语系指一组相近的语言。有些语系的使用区域甚至只是局限在某个河谷里。[32]约瑟夫·格林伯格（Joseph Greenberg）则是最极端的统合派中的一位。他认为所有的原住民语言可以被划分为三个语系。这三个语系的分割有着非常久远的历史，也代表着三次从亚洲进入美洲的大迁徙事件。

在解读美洲原住民语言相互关系方面，坎贝尔与格林伯格之间的冲突非常著名。坎贝尔认为格林伯格的三分法是如此令人反感，以至于他在1986年写道：格林伯格的分类法应该被高声喝止。[33]事实上，格林伯格三分法中的两个语系是无可置疑的：爱斯基摩-阿留申语系（Eskimo-Aleut languages）和纳-德内语系（Na-Dene languages）。许多西伯利亚、阿拉斯加、加拿大北部和格陵兰岛的原住民部落使用爱斯基摩-阿留申语系，而使用纳-德内语系的主要是住在北美北部太平洋沿岸、加拿大北部内陆和美国西南部的一些原住民部落。

格林伯格三分法令许多语言学家反感的最主要原因是它的第三个语系分类——印第安语系（Amerind languages）。格林伯格主张这个语系涵盖了大约90%的美洲原住民语言。他的研究方法是选择了几百个词汇，然后看这些词汇在不同语言里的使用情况，根据这些词汇的共用程度进而对语言的相似程度打分。通过这种方法他发现了这些语言有非常高的共用程度，于是他认为这就是这些语言存在共同起源的证据。从他的角度看，原始印第安语就是第一批到达大冰盖以南的美洲人所使用的语言。他发现，通过他的研究方法，所有美洲的爱斯基摩-阿留申语系和纳-德内语系以外的语言都可以被归类到印第安语系，所以他推论说，这些语言学证据支持存在着三次从亚洲进入美洲的大迁徙事件（见图20）。如果还有其他的大迁徙事件，那么它们应该就会带来新的语系。

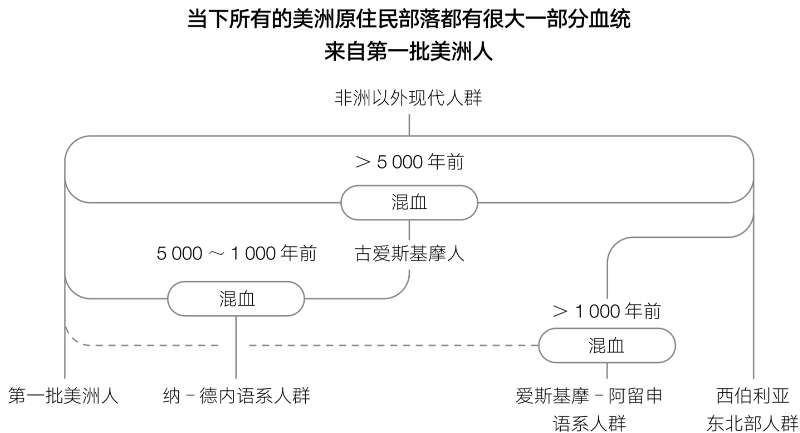


图20　当下所有的美洲原住民部落都有很大一部分血统来自第一批美洲人

这个简单的树状图描述了三个美洲原住民分类之间的遗传关系。这三个美洲原住民分类是由格林伯格根据语言学数据提出来的。它们正好对应三次不同的进入美洲的大迁徙事件。但是格林伯格并不知道其实三个类别的美洲原住民都有很大一部分血统来自第一批美洲人：使用纳-德内语的原住民大约90%的血统来自第一批美洲人，而使用爱斯基摩-阿留申语的原住民则是大约60%。

对格林伯格的想法的批评非常尖刻。有一些批评意见认为他使用的词汇列表太短，不能被用来确认语言的共性。另外一些批评意见认为这些词语并不一定有着共同起源。因为语言的变化很快，如果两个语言之间的分化时间超过了几千年，那么要识别共用的词汇就会非常困难。而格林伯格主张的语言间的关联非常久远，发生在上万年以前。

但是，格林伯格的理论确实说对了某些事情。他的印第安语系分类几乎精确地对应了遗传学上定义的第一批美洲人。他基于语言学推断的一些部落之间的密切关系，在已有的遗传学数据中也得到了证实。而当前美洲原住民语言的极度区域化现象，也正反映了从同一股迁徙潮流中衍生出当下绝大多数部落的历史。如果看一看当前的语言世界地图，我们就可以清楚地发现，美洲的模式跟欧亚大陆或者非洲的模式有本质上的不同。在美洲，极小的地理区域里会出现几十种语言。而在欧亚大陆或者非洲，常常是一大片土地上的人都说着非常相似的语言。这些语言可分为几大语系，例如印欧语系、南岛语系（Austronesian）、汉藏语系和班图语系（Bantu）。每一种语系都反映了一次大规模人群迁徙以及群体替代的历史事件。第一批美洲人的扩张是如此迅速，以至于当今美洲原住民的语言之间的相互关系就如同一把叉子上的叉齿，每一种语言都平行地从一个共同起源往外延伸。这个共同起源的时间，大致就是现代人第一次进入美洲的时间。[34]所以，遗传学和语言学的证据都共同

支持这样一种理论：许多当下的美洲原住民部落就是从第一批美洲人的迁徙中衍生出来的，并一直居住在原地。这也暗示了，美洲与欧亚大陆和非洲相比，自从第一次大迁徙之后，群体替代事件发生得并不频繁。

虽然遗传学数据为格林伯格理论的基本框架提供了强有力的支持，但是它在一些具体细节上并不正确。虽然爱斯基摩－阿留申人和纳－德内人的部分血统来自不同的起源于亚洲的迁徙，因而他们在遗传上可以跟其他美洲原住民部落区分开，但是这两组人群的血统都有很大一部分是来自第一批美洲人。爱斯基摩－阿留申人有大约60%的血统来自第一批美洲人，而这个数字在一些纳－德内人里甚至达到了接近90%。[35]所以，虽然格林伯格推断的三个语系正好对应了三个祖先群体，但是其中的第一批美洲人有着支配性的影响，为当前的所有美洲原住民部落都贡献了大多数的血统。

Y群体

遗传学就像是一张牌桌，一个个发现就是一张张牌，我们拿起的每一张牌都是一个完完全全的惊喜——至少对我们遗传学家来说是这样。

很多年以来，一些研究人体骨骼形状的体质人类学家宣称，一些上万年以前的美洲人遗骸在形态上并不像是当前美洲原住民的祖先。最标志性的例子是1975年在巴西拉帕维尔梅拉（Lapa Vermelha）挖掘出来的卢西亚（Luzia）遗骸。她大概有着11 500年的历史。许多人类学家发现，这具女性遗骸的脸型更像澳大利亚和新几内亚的原住民，而不像东亚人或者美洲原住民，不管是当下的还是古代的。这个难题催生了一个猜测：在美洲原住民到达以前美洲就已经存在着一个人群，而卢西亚遗骸就属于这个人群。人类学家沃尔特·内维斯（Walter Neves）把这个人群叫作“古美洲人”（Paleoamerican）。他认定，几十个中美洲和南美洲的遗骸都带有这种“古美洲人”的形态。在这些遗骸里，最著名的应该是从巴西的圣湖镇（Lagoa Santa）一处史前垃圾场遗迹里挖掘出来的55个头骨。这些头骨拥有1万年甚至更久远的历史。[36]

这些主张的争议性很大。形态学的性状很容易受到环境和饮食习惯的影响，而且在现代人到达美洲以后，自然选择和随着时间不断积累的随机遗传突变都可能造成形态学上的改变。肯纳威克人就是一个很好的例子，它的遗骸在形态学上接近环太平洋的人群，但在遗传上却是完全来自与其他美洲原住民共同的祖先。这是一个绝好的实例，警诫我们：

把形态学上的相似性解读为群体之间存在紧密联系的做法存在着巨大的风险[37]。许多学者批评内维斯，指出他的分析存在着统计学上的缺陷。他主动选择了一些考古地点进行分析来增强“古美洲人”的证据，故意把那些不符合他想法的考古地点遗漏掉。这不是严谨的科学做法。

尽管“古美洲人”的想法充满争议，蓬图斯·斯科格隆还是决定对现有美洲原住民的遗传学数据进行更细致的分析，寻找第一批美洲人之外其他祖先人群存在的痕迹。他的逻辑是这样的：如果美洲曾经存在着后来被第一批美洲人取代的古人类群体，也就是“古美洲人”，那么在他们被取代的过程中两者有可能发生过混血。我们可以在现有原住民的基因组里找到这种事件留下来的统计学信号。

斯科格隆使用四群体检验比较了两组群体。第一组群体是此前被认为只含有第一批美洲人血统的美洲原住民。第二组群体来自美洲以外，包括澳大拉西亚（Australasia，包括安达曼群岛、新几内亚和澳大利亚）的原住民和其他被一些人类学家认定跟古美洲人有血缘关系的群体。他从每组中各取两个群体，得到四个群体，并对所有可能的群体组合都进行了四群体检验。他发现，两个来自巴西亚马孙地区的原住民部落在血统上跟澳大拉西亚人比较近，超过他们跟世界上任何其他群体的血缘关系（见图21）。后来斯科格隆加入了我的实验室，成为一名博士后研究人员，并继续开展这项研究。他发现，其他环亚马孙雨林的美洲原住民群体跟澳大拉西亚人也有着遗传上的亲近关系，虽然信号比之前发现的两个群体的信号要弱一点，但很有可能是真的。他推算在这些群体里，远古的血统只占一小部分，约为1%到6%，剩下的血统应该都是来自第一批美洲人。[38]



图21　亚马孙河流域与澳大拉西亚之间一个久远的联系

虽然地理距离异常遥远，亚马孙雨林的一些原住民部落在遗传上更接近于澳大利亚、新几内亚和安达曼群岛上的原住民，而不是其他的欧亚人。这可能是一次早期的人类迁徙进入美洲事件的结果，而这次迁徙的源头群体在东北亚已经不复广泛存在了。

斯科格隆和我一开始很怀疑这些结果的可靠性，但是不断积累的统计学证据变得越来越强。在多个独立收集的数据里，我们都发现了同样的模式。我们也证明这个模式并不是近代历史里亚洲人群迁入的结果，因为虽然亚马孙人群跟澳大利亚、新几内亚和安达曼群岛的原住民有着最强的遗传关系（以东亚人作为参照标准），他们并没有跟其中的某一群人有特别亲近的关系。另外一种可能的解释是，波利尼西亚人（Polynesian）[(58)]穿越太平洋迁徙进入了美洲。但遗传学数据也否定了这个可能。虽然在过去的几千年里，随着波利尼西亚人掌握了跨海的航海技术，这种迁徙确实有可能发生，但是我们观察到的遗传亲近关系跟波利尼西亚人无关。我们观察到的模式很可能是另外一次远古迁徙进入美洲的证据。这次迁徙的源头群体在遗传关系上与澳大利亚、新几内亚和安达曼群岛的原住民更近，而不是当下的西伯利亚人。我们的结论是，我们发现了一个“幽灵”群体存在过的证据，来自这个群体的“纯种”血统已经不复存在。我们把这个远古的群体称为“Y群体”。Y取自“Ypykuéra”的首字母，这个词在图皮（Tupí）语系里的意思是祖先。我们发现的带有最多Y群体血统的部落所使用的语言就属于图皮语系。

这个带有最多Y群体血统的部落是苏瑞部落。我们这一章一开始讲述的、关于人类起源的故事就来自这个部落。他们现在的人口数目大约是1 400人，住在巴西朗多尼亚州。[39]在历史上他们一直是比较与世隔绝的。一直到20世纪60年代修路工人进入了他们的领土，他们才开始与巴西政府建立正式的联系。从那以后，苏瑞部落一直保护着他们自己的领土，反抗森林砍伐、接管咖啡种植园、告发非法的伐木工和矿工。他们寻求美国的原住民权利保护组织成为他们的代表，并且为他们通过保护雨林从而减少的温室气体申请碳信用（carbon credit）。

另外一个语言属于图皮语系、同时也带有Y群体血统的部落是卡利吉亚纳部落。这个部落就是本章开头讲到的积极反对遗传学研究的部落之一。对于他们来说，反对的主要起因是1996年的一次样本采集，当时的研究人员承诺了改善医疗条件但最后没有兑现承诺。卡利吉亚纳部落现在大约有300人，而且也是来自巴西朗多尼亚州。在我们研究中使用的卡利吉亚纳部落的样本不是1996年那一批饱受争议的样本，而是1987年收集的样本。这批样本收集时使用的知情同意书符合当时的伦理

标准。我希望，了解到我们研究结果的卡利吉亚纳人能够欢迎这些揭示他们与众不同的遗传背景的科学发现，也能够因此认识到参与科学研究的好处。[40]

第三个带有Y群体血统的部落是夏班齐（Xavante）部落。这个部落使用的语言属于“Gê”语系，不同于苏瑞和卡利吉亚纳部落所使用的图皮语系。他们有大概18 000人，生活在巴西的马托格罗索州，地处巴西高原。他们在历史上被强制迁离故土到了新的地方。而他们今天的土地面临着非常严重的环境恶化问题，传统的生活方式也一直经受着经济发展的威胁。[41]

在中美洲或者南美洲安地斯山脉以西的原住民部落里，我们几乎没有发现Y群体的血统。从美国北部挖掘出来的有接近13 000年历史的克洛维斯男婴的基因组里，在加拿大现今使用阿冈昆（Algonquin）语系的部落里，我们都没有检测到Y群体的血统。它的地理分布基本上只局限于亚马孙河流域，这也更说明了它有着一个很远古的起源。亚马孙河流域远离连接亚洲的白令海峡，而且地形险恶、人迹罕至。这种信息综合起来大致符合这样的推断：最开始的远古人群分布在广泛的地理区域，但是后来被其他群体的扩张驱逐到了边缘地带。世界上的其他一些语系也有着类似的地理分布，例如非洲南部科伊人（Khoe）和桑人所使用的Tuu、Kx'a和科依－科瓦迪（Khoe-Kwadi）语系。使用这些语系的人都生活在地势崎岖的区域，就仿佛是一个个孤立的小岛被使用其他语系的人的海洋所包围着。

支持这个古老的支系存在过的、最强的统计学证据来自巴西，这也是卢西亚和圣湖镇遗骸的发现地。这种巧合非常不可思议，但它并不能证明内维斯及其他学者提出的“古美洲人”理论。内维斯主张古美洲人的形态不仅存在于远古的巴西人，也存在于远古的和稍近的墨西哥人，但是我们并没有在墨西哥人的遗传背景里找到任何Y群体血统存在的痕迹。另外，艾斯克·维勒斯列夫从两个美洲原住民部落收集了DNA样本进行分析。这是两个内维斯认定带有典型的古美洲人骨骼形态的部落：来自墨西哥西北部下加利福尼亚半岛的佩里柯斯人（Pericúes）和来自南美洲最南端的火地人（Fuegians）。但这两个部落都没有Y群体的血统。[42]

这种遗传模式到底意味着什么呢？从考古学我们已经知道，现代人应该是在不冻走廊出现以前就到达了冰盖以南，他们留下的考古遗迹包括蒙特沃德遗址和佩斯利洞穴。但是以克洛维斯人为代表的群体大扩张

是在不冻走廊出现以后发生的。遗传学提供的证据表明，至少有两次从亚洲进入美洲的大迁徙事件，这两次迁徙的人群非常不同，而且它们也可能发生在不同的时间、使用了不同的迁徙线路。如果Y群体在第一批美洲人到达以前就已经扩张到了南美洲的部分地区，那很有可能在这首次的人群迁入以后，第一批美洲人又迁入了几乎所有这些地区，完全取代了Y群体，或者是部分取代，正如发生在亚马孙河流域的事件一样。Y群体的血统在亚马孙河流域能够残存下来，而在其他地区无以为继，可能是因为亚马孙河流域的地理环境相对难以渗透。这种环境减缓了第一批美洲人的大规模侵入。于是，在一段时间里这两个群体相互对峙、共同生活在这个区域里，为他们的人群融合提供了机会，使Y群体的血统得以保存下来，而不是被完全替代。

澳大拉西亚人相关的血统在今天的苏瑞部落里总共也只占了很小的百分比，大概跟尼安德特人血统在所有非洲以外人群里所占的百分比一样，但忽视它的重要性不是一件明智的事情。这是因为Y群体对亚马孙人群的影响可能远远超过2%。Y群体的祖先需要穿越西伯利亚和北美洲北部的大片区域，这些区域也是第一批美洲人的祖先生活过的地方。很有可能在Y群体向南美洲扩张之前，他们就已经跟第一批美洲人存在着大量的混血。如果真是这样，那么南亚人相关支系的血统对于Y群体的血统来说就只是一种“示踪染料”——正如在医院里做磁共振成像之前给病人血管里注入的重金属一样，可以用来追踪血脉的走向。我们估算的苏瑞部落里Y群体血统比例大约为2%是基于特定假设的，也就是假设在Y群体迁徙经过亚洲东北部和美洲的整个过程中都没有跟它遇到过的其他人群发生混血。如果我们放松这个假设，允许Y群体在迁徙的过程中与第一批美洲人相关的人群发生混血，那么Y群体血统在苏瑞部落遗传背景里所占有的比例可以高达85%。在这种情况下，我们依然可以看到苏瑞部落与澳大拉西亚人亲近遗传关系的统计学证据。就算实际的比例没有这么大，它也说明了我们关于“第一批美洲人扩张进入无人区域”的想法是多么不准确。相反，我们需要思考的新角度是“一个内部高度分化的美洲奠基群体的扩张”。Y群体进入美洲的历史以及具体时间，很有可能要等到我们找到带有Y群体血统的古遗骸才能解决了。

第一批美洲人之后

遗传学数据的巨大威力不仅在于它能告诉我们美洲原住民最久远的起源，也在于它能告诉我们更晚近的历史，以及不同群体如何演化成为

它们今天的样子。

最具有代表性的例子，应该是遗传学数据帮助我们发现的纳-德内语系使用者的起源。使用这个语系的不同语言的原住民部落分布在北美洲的太平洋沿岸，北到加拿大的北部，南到美国的亚利桑那州。语言学家们压倒性的共识是，这些不同的语言都衍生自几千年前的一种古老语言，而且历史上的人群迁徙是现在这些语言分布如此之广泛的原因之一。2008年，语言学研究有了一个令人震惊的进展，美国语言学家爱德华·瓦基达（Edward Vajda）发现纳-德内语系跟分布在西伯利亚中部的叶尼塞语系（Yeniseian）有着非常紧密的联系。叶尼塞语系的语言曾经有许多部落使用，但现在只有凯特语（Ket）这一个语言还在日常使用中。[43]这些结果说明，尽管地理距离非常遥远，使用纳-德内语系的原住民的祖先是在相对较近的历史时期从亚洲迁徙进入美洲的。

那遗传学又添加了什么新的信息呢？2012年，我们的一项研究发现，使用纳-德内语系的奇佩维安（Chipewyan）部落拥有一种其他美洲原住民部落没有的血统，这为"较晚的从亚洲进入美洲的人群迁徙"理论提供了依据。[44]我们推算这一部分血统大概只占奇佩维安人所有血统的10%，尽管数字不大，但它依然是引人注目的重大发现。我们想，是否可以把奇佩维安人的这一独特血统当作一种"示踪染料"，用来追踪纳-德内语系的人（例如奇佩维安人）跟来自古代文明的可以提取古DNA的个体之间的古老联系？

2010年，艾斯克·维勒斯列夫和同事们发表了一个来自格陵兰岛的大约有4 000年历史的全基因组数据。用来生产这些数据的古DNA提取自一个一直被冻在冰里的个体的一撮头发。这个个体属于格陵兰岛的第一个人类文明，萨卡克（Saqqaq）文明。[45]维勒斯列夫他们的分析发现，这个男性个体所属的部落拥有独特的血统，既不同于南边的第一批美洲人，也不同于在它之后的北极圈的人群，也就是爱斯基摩-阿留申人。2014年，维勒斯列夫的研究小组进一步发表了几个"古爱斯基摩人"（Paleo-Eskimos）的古DNA数据。古爱斯基摩人是考古学家对爱斯基摩-阿留申人到达以前的人群的称呼。[46]基于这些研究，维勒斯列夫和同事们进一步扩大他们的主张：所有这些个体大体上都有联系，他们可能代表着一次独立的来自亚洲的迁徙事件，这次事件跟之前的或者之后的迁徙事件都没有直接关联。而在大约1 500年前爱斯基摩-阿留申人到达以后，这些古爱斯基摩人就基本上灭绝了，没有留下任何后代。

2012年，我们的一项研究专门检验了这个想法：以那个萨卡克个体

为代表的古爱斯基摩人来自一次独立的进入美洲的迁徙事件。很意外，我们并没有发现支持这一想法的统计学证据。相反，我们的结果表明，萨卡克人的血统很有可能跟纳－德内语系的奇佩维安人有着共同的来源，只是比例不一样而已。因为从遗传学数据我们已经知道，许多今天的纳－德内语系的部落从“较晚的从亚洲进入美洲的人群”那里只获得了10%的血统，所以我们大概也就比较容易理解，为什么维勒斯列夫研究小组的聚类分析没有发现萨卡克人跟纳－德内语系人群的关系。我们主张萨卡克人跟纳－德内人的部分血统都来自同一次从亚洲进入美洲的迁徙。

2017年，帕维尔·弗列贡托夫（Pavel Flegontov）、史蒂芬·席费斯（Stephan Schiffels）和我确认古爱斯基摩人的支系并没有灭绝。相反，他们的血统就保存在今天的纳－德内人里。[47]我们研究了罕见突变在多个美洲原住民与西伯利亚人群之间的共享模式，这些模式能够反映近古历史中的人群关系。通过这项研究，我们发现了那个古代萨卡克个体与今天的纳－德内人有着近古共同祖先的证据。事实上，认为古爱斯基摩人在爱斯基摩－阿留申人到达以后灭绝的假说大错特错，比我在2012年文章里指出的错误更加离谱。[48]对当下爱斯基摩－阿留申人的血统的正确看法是：它是古爱斯基摩人和第一批美洲人这两个支系或者与它们相关的支系混血的结果。换句话说，古爱斯基摩人远远没有灭绝，他们的血统以混血的形式不仅存在于当下的纳－德内人，还存在于爱斯基摩－阿留申人身上。

我们2017年的研究工作也为解读美洲原住民的古老血统提供了一个全新的统一理论。在这个新的理论里，只需要两个祖先支系就可以解释当前所有美洲原住民的除了Y群体之外的血统。这两个祖先支系是：第一批美洲人和古爱斯基摩人的祖先支系。这个古爱斯基摩人的祖先支系在大约5 000年前为美洲带来了新的小型石器工具和第一批弓箭。[49]我们通过数学模型为这个理论提供了证据。我们发现除了带有Y群体血统的亚马孙部落，所有的美洲原住民部落的血统都可以被描述成两个与亚洲人有不同联系的祖先支系的融合。这两个祖先支系的不同比例融合便产生了三个不同的源头群体，这三个群体从亚洲迁徙进入美洲，并对应着当下的爱斯基摩－阿留申语系、纳－德内语系和所有其他的语言。

遗传学数据能够帮助我们了解美洲原住民的历史，证明这一点的第二个好例子来自楚科奇人（Chukchi）。楚科奇人是偏远的西伯利亚东北部的一个人群，他们所使用的语言跟当今美洲原住民的语言没有关

系。我的研究分析发现，楚科奇人大约40%的血统来自第一批美洲人，这是人群从美洲往亚洲回流的结果。[50]第一批美洲人的后代扩张离开美洲，重新进入亚洲并且对当地的人群结构造成了重大的影响，这一想法对有些人来说非常可疑。他们习惯性地认为，从亚洲到美洲的人群迁徙是一条单行道。对于楚科奇人与美洲原住民在遗传上的亲近关系，一个诱人的解释是：这说明楚科奇人是第一批美洲人在亚洲的亲缘关系最近的近亲。这种惯性思维在超过一年的时间里也妨碍了我理解手头上的多个美洲原住民部落的数据。但是遗传学数据阐明，这种亲近关系是人群回流的结果，因为在那些血统完全来自第一批美洲人的美洲原住民部落中，楚科奇人跟其中的一些部落关系更近。这种模式的解释只可能是，第一批美洲人在北美洲分化成了多个亚支系以后，其中的一个亚支系迁徙回了亚洲。

综合所有的数据，我们现在的解释是：当爱斯基摩 - 阿留申人的祖先进入北美洲以后，他们跟当地的第一批美洲人的后代发生了频繁的混血。在这些混血产生的后代中，有接近一半的血统来自第一批美洲人，他们非常成功地适应了当地的环境，并把这种成功的生活方式重新带回了亚洲。他们的血统不仅保留在了楚科奇人里，还影响了西伯利亚一些使用爱斯基摩 - 阿留申语系的人群。对第一批美洲人血统回流到亚洲的发现很难通过考古学研究来证明，这恰好展示了遗传学独一无二的优势和所能带来的惊喜。

遗传学研究能够带来重大历史发现的第三个例子，是关于农业从墨西哥北部到达美国西南部的故事。当下，这片广阔的地理区域就是犹他 - 阿兹特克语系（Uto-Aztecan）的分布地。语言学家传统上认为这种地理分布是从北到南人群迁徙的结果，因为这个语系里的多个语言以及这些语言里共同使用的一些植物的名字都带有当下北方语种的典型特征。但是，也有人主张这个语系是从墨西哥起源，然后跟随着玉米种植的农业文化往北辐射。有一种看法认为，语言和人群都倾向于跟着农业的传播而迁移。考古学家彼得·贝尔伍德是这种看法最坚定的倡导者。[51]研究该区域在玉米种植文化到来前后的古DNA，然后跟当下人群的DNA做比较，可以在一定程度上帮助我们检验不同的理论。我们已经开始在古DNA中找到一些线索了。对古老的玉米样本进行分析发现，这种农作物最早是在4 000多年前通过一条高地路线（在内陆翻越高山）进入了美国西南部，然后在大约2 000年前，这种“高地植株”被来自海岸低地的植株所取代。[52]这个不可思议的例子说明，植物也有它们自己的种群迁徙和反复杂交的历史。这种迁徙和杂交的历史在驯化的农作物身上只会更

加的戏剧化，因为人们对这些农作物进行了人为的选择。我们在人类和农作物的古DNA方面都已经取得了长足的进展，开展下一步研究去检验“新的人群是否随着新的农作物迁徙”只是一个时间问题。

当然，理想的状况是我们能够更加系统地开展这一类研究。现代遗传学和古DNA的研究已经帮助我们发现了不同的美洲原住民文化是如何通过历史上的人群迁徙联系到一起的，也帮助我们发现了语言和技术的传播是如何对应到历史上人群的迁徙的。欧洲殖民者毁灭了许多的美洲原住民和他们的文化，许多的历史故事也随之烟消云散，而遗传学提供了重新发现这些消失的历史故事的机会。这些发现，不仅有可能促进族群间的相互理解，更有可能修复彼此间的关系。

08

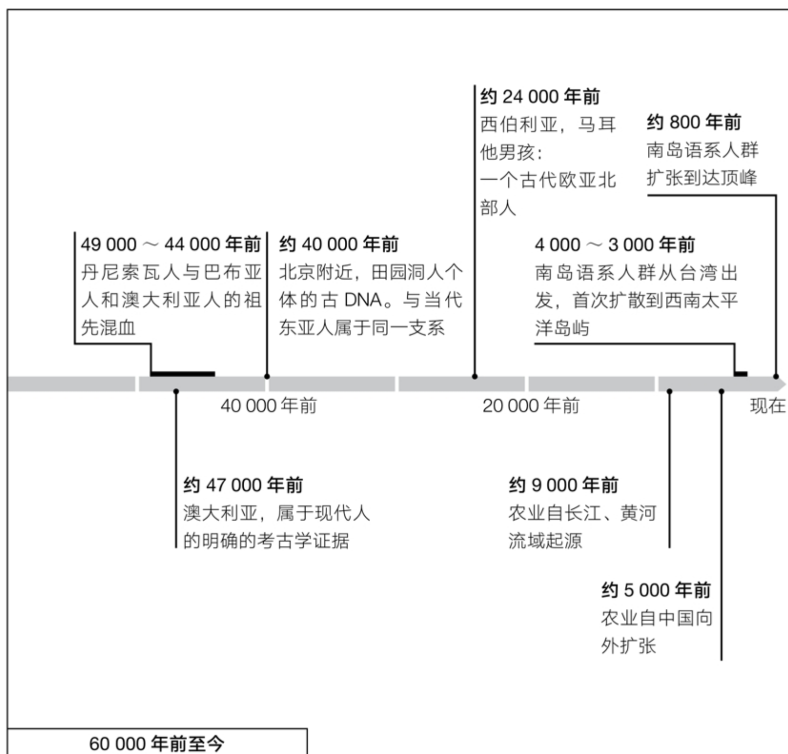
东亚人的基因组起源

第二部分

东亚和太平洋岛屿



约 170 万年前
东亚首批人类出现的最晚日期
70 万～ 5 万年前
“霍比特人”坚守在印度尼西亚弗洛里斯岛上
200 万年前
100 万年前
细节见下



约 24 000 年前
西伯利亚，马耳他男孩：一个古代欧亚北部人
约 800 年前
南岛语系人群扩张到达顶峰
49 000 ～ 44 000 年前
丹尼索瓦人与巴布亚人和澳大利亚人的祖先混血
约 40 000 年前
北京附近，田园洞人个体的古 DNA。与当代东亚人属于同一支系
4 000 ～ 3 000 年前
南岛语系人群从台湾出发，首次扩散到西南太平洋岛屿
40 000 年前
20 000 年前
现在
约 47 000 年前
澳大利亚，属于现代人的明确的考古学证据
约 9 000 年前
农业自长江、黄河流域起源
约 5 000 年前
农业自中国向外扩张
60 000 年前至今

“南方路线”假说的失败

东亚这么一片涵盖了中国、日本、东南亚等各个地方的巨大地理区域，是人类演化的重要舞台之一。它拥有这个世界上超过1/3的人口和差不多同样比例的语言种类。它是至少19 000年前陶器诞生的地方。[1]它也是至少15 000年前人类迁徙进入美洲的起点。它更是大约9 000年前一个独立的农业发源地。

东亚作为人类的家园至少有着170万年的历史，这是中国已知的最古老的直立人遗骸的年龄。[2]在印度尼西亚发掘出来的最古老的人类化石也有着同样悠久的历史。[3]古老型人类从那个时候起就一直生活在东亚。他们的骨骼形态跟30万前在非洲化石记录中开始出现的解剖学意义上的现代人有所不同。[4]例如，有遗传学证据表明，在稍晚于5万年以前，丹尼索瓦人跟今天澳大利亚人和新几内亚人的共同祖先就发生过混血。另外，考古学和骨骼形态学证据都表明，身高只有一米左右的“霍比特人”也在印度尼西亚的弗洛勒斯岛存活至大约5万多年前。[5]

关于古老型人类跟当下东亚人的遗传连续程度一直存在着巨大的争议。一方面，中国和西方的遗传学家基本都同意这样一种理论：今天非洲以外的人都起源自大约5万年前的一次走出非洲事件，这一批人基本取代了之前的欧亚人群。[6]另一方面，一些中国的人类学家和考古学家发现，在这个时间段前后的东亚人的骨骼形态和使用的石器工具的特点都存在着相似性，暗示着存在遗传连续性的可能。[7]在我写这本书的时候，相比较于对欧亚西部人群历史的认识，我们对东亚人群历史的认识非常有限。在已发表的古DNA数据中，来自东亚的数据少于5%。这个巨大的数据差异有两个方面的原因。首先是因为研究古DNA的技术是在欧洲发明的，但最主要的还是因为我们几乎无法得到中国和日本的考古样本。这两个国家都有非常严格的关于考古样本出口的政府管制，它们也倾向于让本国的科学家来领导研究。

在欧亚西部，宏大的历史叙事是这样的：在5万年前以后的某个时候，现代人类学会了制作旧石器时代晚期的复杂的石器工具，这些工具的代表是从预制好的石核上用一种新的打制方法制造出来的细石片。现已知的、最早生产这些石器工具的遗址是在近东，然后，这种石器制造技术迅速地传播到了欧洲和欧亚大陆的北部。鉴于制造这种石器工具的人群在西方的成功，我们自然而然地会认为这种技术也会扩张进入东

亚。但事实上，这并没有发生。

在东方，考古学发现的模式跟西方的并不相同。考古学证据确实表明，在大约4万年前，现代人迁徙进入中国和印度东部的广阔土地后，在当地引起了巨大的文化行为变化，包括开始出现复杂的骨器、装饰用的贝壳项链和穿孔兽齿，以及世界上已知的最古老的洞穴艺术。[8]在澳大利亚，关于人类居住地的考古学发现证实了现代人到达这里的时间至少在47 000年以前[9]，而这也是现有证据表明的、最早的现代人到达欧洲的时间[10]。所以，非常清楚，现代人几乎是同时到达了东亚、澳大利亚和欧洲。但是，很令人疑惑的事情是，在东亚的中部和南部，以及在澳大利亚，首批现代人都没有使用典型的旧石器时代晚期的石器。相反，他们使用了其他的技术，而且某些技术跟几万年前在非洲的现代人所使用的很相似。[11]

基于这些发现，考古学家玛尔塔·米拉松·拉尔（Marta Mirazon Lahr）和罗伯特·弗利（Robert Foley）主张，到达澳大利亚的首批现代人来自一股更早走出非洲和近东的人口迁徙，这次迁徙早在欧亚大陆西部的旧石器时代晚期石器技术出现之前就开始了。根据这个“南方路线”假说，在远远早于50 000年前的某个时候，有一股现代人离开了非洲，顺着印度洋沿岸往东迁徙，他们留下的后代包括今天澳大利亚、新几内亚、菲律宾、马来西亚和安达曼群岛的原住民。[12]人类学家卡捷琳娜·哈瓦蒂（Katerina Harvati）和她的同事也报告了澳大利亚原住民跟非洲人在骨骼形态学上的相似之处，并且主张这些相似点就是“南方路线”假说的证据之一。[13]

“南方路线”假说绝不仅仅是主张在远早于5万年前非洲以外就存在着现代人，这其实是一个当下所有严肃学者都会接受的事实。[14]相关的证据包括在今天以色列的斯虎尔和卡夫扎地区挖掘出来的、有着大约13万到10万年历史的现代人的遗骸。[15]在阿拉伯联合酋长国的杰贝尔·法亚（Jebel Faya）考古遗址发现的、大约有13万年历史的石器工具跟北非同时期的石器工具非常相似，暗示着现代人很早就跨过红海进入了阿拉伯半岛。[16]也有初步的遗传学证据表明，早期的非洲以外的现代人可能在尼安德特人群里留下了一小部分血统。尼安德特人的基因组有几个百分比的部分来自一个现代人支系，而这个支系与当下现代人支系的隔离时间超过了几十万年。这些数据符合这样一种情况：一个跟斯虎尔和卡夫扎遗骸相关的现代人支系与尼安德特人的祖先发生了混血。[17]虽然许多科学家，包括我在内，对这个遗传学证据还持怀疑态度，但重点是，

几乎所有的学者都同意，在大约5万年前的、衍生出所有当今非洲以外人群的大迁徙以前，还存在着更早的、现代人进入亚洲的迁徙。“南方路线”假说引发了一个悬而未决而又非常重要的问题，并不在于这些迁徙是否存在，而在于这些迁徙是否跟当今的人群有着直接的血缘关系。

2011年，艾斯克·维勒斯列夫领导的一个研究似乎发现了证据，证明这些早期迁徙留下了持久性的影响。[18]他和他的同事使用的四群体检验表明，与澳大利亚原住民相比，东亚人与欧洲人共享着更多的遗传突变，这跟早期“南方路线”迁徙来的人群与澳大利亚原住民发生混血的情况相吻合。使用一个包含“南方路线”的历史模型对基因组数据进行拟合分析，他们发现，在历史上，对澳大利亚原住民有遗传贡献的那个现代人支系，与欧洲人祖先的分离时间是东亚人祖先与欧洲人祖先分离时间的两倍。前者是75 000年到62 000年前，后者是38 000年到25 000年前。

但是，这个分析有一个问题，它没有考虑到澳大利亚原住民有3%～6%的血统是来自古老型人类丹尼索瓦人的这个事实。[19]因为丹尼索瓦人跟现代人的分化程度非常大，他们与澳大利亚原住民的混血会导致我们之前描述的现象：跟澳大利亚原住民相比，中国人跟欧洲人共享着更多的遗传突变。事实上，这个现象正好被混血这个事实所解释。我的实验室分析表明，在考虑了丹尼索瓦人的混血这个事实后，跟澳大利亚原住民相比，中国人跟欧洲人并没有共享更多的遗传突变。也就是说，中国人和澳大利亚原住民几乎所有的血统都来自一个共同的祖先群体，这个群体在历史上的更早些时候跟当今欧洲人的祖先分离了。[20]这揭示了在非洲以外人群的历史里，在异常短暂的时间内发生了一系列主要的人群分离事件——从欧亚西部人群和东部人群两个支系的分离，到澳大利亚原住民祖先和许多欧亚东部人群共同祖先的分离（见图22）。这些群体分离发生的时间都在尼安德特人与非洲以外人群共同祖先的混血之后、在丹尼索瓦人与澳大利亚原住民祖先的混血之前。前者发生于54 000年到49 000年以前。至于后者，根据遗传学数据推算，该时间比尼安德特人与现代人的混血时间晚12%，也就是49 000年到44 000年以前。[21]

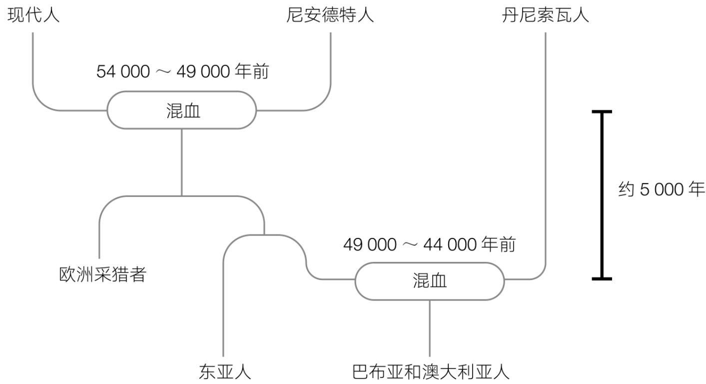


图22　在大约5 000年内发生的两次主要人群分离事件

尼安德特人和丹尼索瓦人分别与现代人有过一次混血事件，在这之间大约5　000年的一个历史阶段内，发生了两次主要的人群分离事件。

在尼安德特人和丹尼索瓦人分别与现代人发生混血的两次事件之间的、相对较短的历史阶段内，相继发生了主要的支系分离事件，这说明现代人迁徙进入欧亚大陆的时候，他们的技术或者生活方式允许他们迅速适应新的环境，开始人口扩张并取代早先存在的人群。这次扩张是如此迅速，以至于我们很难想象在这片土地上生存了近200万年的古老型人类进行过有效的抵抗。但是我们知道，在这群现代人开始扩张的时候，古老型人类确实还存在着，因为我们有丹尼索瓦人与现代人混血的遗传学证据。至于“南方路线”假说里所描述的扩张到东亚的早期现代人，就算他们确实到达了东亚，他们也非常有可能被后来迁徙到达的现代人所取代。早期现代人对今天人群的遗传贡献最多不会超过少数的几个百分点。[22]在东亚，正如在欧亚大陆西部，现代人走出非洲和近东的迁徙和扩张就像是在擦黑板，创造出空白的空间给新来的人群。欧亚大陆之前的人群全部瓦解，新的人群迅速取而代之，占领了这一片土地。现在并没有这些早期人群在当今人群里留下显著血统的遗传学证据。[23]

如果东亚和澳大利亚的现代人血统基本上都来自同一个支系，而且这个支系还衍生出了欧亚西部人，那么，我们如何解释东南亚和澳大利亚人没有使用旧石器时代晚期的技术这个事实呢？要知道，这个技术的传播跟现代人在近东和欧洲的迁徙紧密关联。

在考古学记录中，首次出现带有旧石器时代晚期标志性技术特点的长石片工具是在50　000年到46　000年前之间。[24]但从遗传学角度来看，欧亚西部人和东亚人这两个支系的分离可能发生在更久远以前。正如我

已经讨论过的，我们几乎可以肯定，这次分离发生在54 000年到49 000年前尼安德特人与现代人混血事件之后的几千年时间里。所以，欧亚西部人和东亚人祖先之间的这次人群分离事件很有可能发生在旧石器时代晚期技术出现以前，而这个技术后来的地理分布模式正好反映了那个发明了这个技术的群体的扩张模式。

关于“在欧亚西部人和东亚人分离之后，旧石器时代晚期技术才出现”这个理论，还有另外的支持性证据。有一群古代欧亚北部人，他们的存在最早由东西伯利亚的马耳他考古遗址挖掘出来的、一具有大约24 000年历史的男孩遗骸所证实。[25]他们在遗传上跟欧亚西部人来自同一个支系，但是他们的地理分布却是更接近于东亚。遗传学家一直对这两个似乎相互矛盾的事实感到很困惑。如果我们从旧石器时代晚期技术的地理分布这个角度考虑，这两个矛盾的事情也许可以得到理解。使用旧石器时代晚期的石器工具的，不仅仅有欧亚西部人，还有欧亚北部人和东北亚人。如果发明和充分使用旧石器时代晚期石器技术的人群所生活的时代，恰好在古代欧亚北部人和欧亚西部人这两个支系分离之前，而且在东亚人的支系分离出去之后，那么石器技术和遗传上血统的地理分布都可以得到合理的解释。

不管为什么旧石器时代晚期的石器技术没有传播到东亚南部，从后来历史的走向，以及这些人群成功地取代之前的丹尼索瓦人等定居人群这些事情上，我们就可以清楚地判断出：石器技术本身并不是5万年前以后现代人成功扩张进入欧亚大陆的必要条件。是那些比石器技术更意义深远的东西，也就是创造力和适应力，使得现代人迅速扩张并在包括东亚在内的各个地方都取得了最终的胜利。而石器技术，只是现代人独特能力的一种表现而已。

现代东亚人的早期历史

关于当今东亚人群的第一个大规模基因组调查结果是在2009年发表的，这个调查涵盖了来自大约75个群体的近2 000人。[26]其中的一个调查结果得到了研究人员们的特别关注：东南亚的人类遗传多态性比东北亚的要更高一些。他们提出的解释是：有单一的一股现代人首先迁徙到了东南亚，然后再向北进入中国以及其他地方。这种模型遵从了一个更普遍的、能解释全球人群多态性模式的理论：有单一的一股现代人迁徙走出了非洲，然后往各个方向扩张，每衍生出一个新的群体，便丢失一部

分遗传多态性。[27]现在我们知道，这个关于东亚人群历史的理论模型很有可能并不准确。欧洲的历史上发生了多次群体替代和混血事件。从古DNA研究中，我们也知道了当今欧亚大陆西部的遗传多态性模式并不是首批现代人迁徙进入该地区的准确反映。[28]类似的，对于东亚，这个由南往北迁徙并沿途丢掉遗传多态性的理论模型是非常错误的。

2015年，王传超与我们合作分析一份珍贵的数据：来自大约40个中国人群的、大约400个现代个体的全基因组数据。在DNA研究中，来自中国的样本非常稀少。王传超和他的同事们在中国完成遗传学实验，然后与我们合作分析电子化的数据。在接下来的一年半的时间里，我们把这些数据跟已经发表的其他东亚国家人群的数据和我们自己实验室生产的来自俄罗斯远东的古DNA数据进行综合分析。这项研究帮助我们更深刻地认识东亚人群的历史，以及找到当下不同东亚人群的起源。[29]

通过主成分分析，我们发现当下的绝大多数东亚人的血统可以用3个群组来描述。

第一个群组的核心人群来自黑龙江流域，也就是当今中国东北部与俄罗斯的国界线区域。这个群组包含了我们以及其他实验室从黑龙江流域获得的古DNA。所以，这个区域的居民在过去超过8 000年的时间里，都保持着遗传上的相似性。[30]

第二个群组的主要人群来自青藏高原，也就是喜马拉雅山以北的大片区域。这片区域的大多数地方的海拔都比欧洲的最高峰阿尔卑斯山还要高。

第三个群组的主要人群来自东南亚，而且最具代表性的人群是中国大陆沿岸岛屿，例如海南和台湾的原住民。

我们使用了四群体检验来评估不同的现代人群之间的关系。除了以上3个群组的代表性人群，我们还纳入了美洲原住民、安达曼群岛原住民和新几内亚人。后面这3个人群的祖先至少从末次冰期开始就跟东亚人的祖先基本隔离了，所以这些人群所携带的东亚人相关的遗传信息实际上就像是来自那个历史时期的古DNA。

我们的分析结果支持这样的一个人群历史模型：当今绝大多数东亚人的现代人血统基本上来自两个很久之前便分离开的两个支系的混血，只是不同人群的融合比例不同而已。这两个支系的成员往各个方向扩张，它们相互之间，以及它们与其他遇见的人群间的混血，铸造了当今东亚的人群结构。

长江和黄河流域的“幽灵群体”

中国是世界上为数不多的独立的农业起源地之一。考古证据表明，从大约9 000年起，农民们便开始在中国北部黄河流域的风沙沉积物里种植谷子以及其他作物了。大约在同一时期，在南边的长江流域，另一群农民也开始种植包括水稻在内的农作物。[31]长江流域的农业文明沿着两条路线往外扩张：一条大陆路线，在大约5 000年前到达了越南和泰国；一条海洋路线，在差不多同样的时间到达了台湾。在印度和中亚，中国农业文明和近东起源的农业文明发生了第一次碰撞。当今的语言分布也暗示了历史上可能的人群迁徙。当今东亚大陆上的语言至少可以分成11个语系：汉藏语系、傣-卡岱语系（Tai-Kadai，也称侗傣语系）、南岛语系、南亚语系、苗瑶语系（Hmong-Mien）、日本语系（Japonic）、印欧语系、蒙古语系（Mongolic）、突厥语系（Turkic）、通古斯语系（Tungusic，也称满-通古斯语系），以及朝鲜语系（Koreanic，也称韩国语系或者高丽语系）。彼得·贝尔伍德主张这里边的前6个语系是东亚农业文明往外扩张、传播他们的语言的结果。[32]

通过遗传学研究我们又发现了什么呢？当下我们从遗传学角度学到的关于东亚久远人群历史的知识非常有限，远远比欧亚大陆西部甚至美洲的要少。尽管如此，王传超还是从我们现有的少数古DNA数据和当下人群的遗传多态性数据里得到了新的认识。

我们发现在东南亚和中国台湾，许多人群的全部或者绝大多数祖源都来自一个同质化的祖先群体。因为这些人群的地理分布恰好跟长江流域水稻种植文化往外扩张的区域重合，我们不禁提出一个假说，认为这些人群就是历史上开创了水稻种植文化的人的后代。我们还没有来自长江流域首批农民的古DNA，但我的猜测是，他们应该跟这个构建的“长江流域幽灵群体”相吻合。我们说的这个“幽灵群体”便是为当下东南亚人群贡献了绝大多数血统的祖先群体。

汉族人是世界上人口最多的群体，拥有超过12亿人口。但是我们发现，他们并不是“长江流域幽灵群体”的直接后代。相反，汉族人有很大一部分血统来自另外一支、很久远以前就分化出去的东亚支系。北方汉族人有更多的血统来自该支系。这个发现也跟2009年以来的另外一个发现相吻合，即汉族人内部有一个微小的从北到南的梯度性差异。[33]如果历史上汉族人的祖先从北往南扩张，并沿途与当地人发生混血，那么我

们发现的这些模式就可以得到解释。[34]

当王传超建立起关于东亚久远人群的历史模型时，他发现汉族人和藏族人都有很大一部分血统来自同一个祖先群体。这个群体独立的、纯种的血统已经不复存在，而且这个群体对许多东南亚人群并没有遗传贡献。基于考古学、语言学和遗传学的综合证据，我们把这个祖先群体叫作“黄河流域幽灵群体”。我们的假说认为，这个群体在黄河流域开始了农业文明并传播了汉藏语系的语言。来自黄河流域首批农民的古DNA将会检验我们这个假说的对错。东亚的人群历史有着一层又一层的人群迁徙和混血事件，现代人群的遗传多态性模式就是这些复杂历史事件综合的结果。所以，单独研究现代人群的遗传多态性模式无法帮助我们还原复杂的历史，只有古DNA可以帮助我们揭开历史一层又一层的面纱。

东亚周边的重大混血事件

一旦中国平原上的核心农业群体，也就是长江与黄河流域的“幽灵群体”形成，他们便开始往各个方向扩张，跟此前几千年里先到达的当地群体发生混血（见图23）。

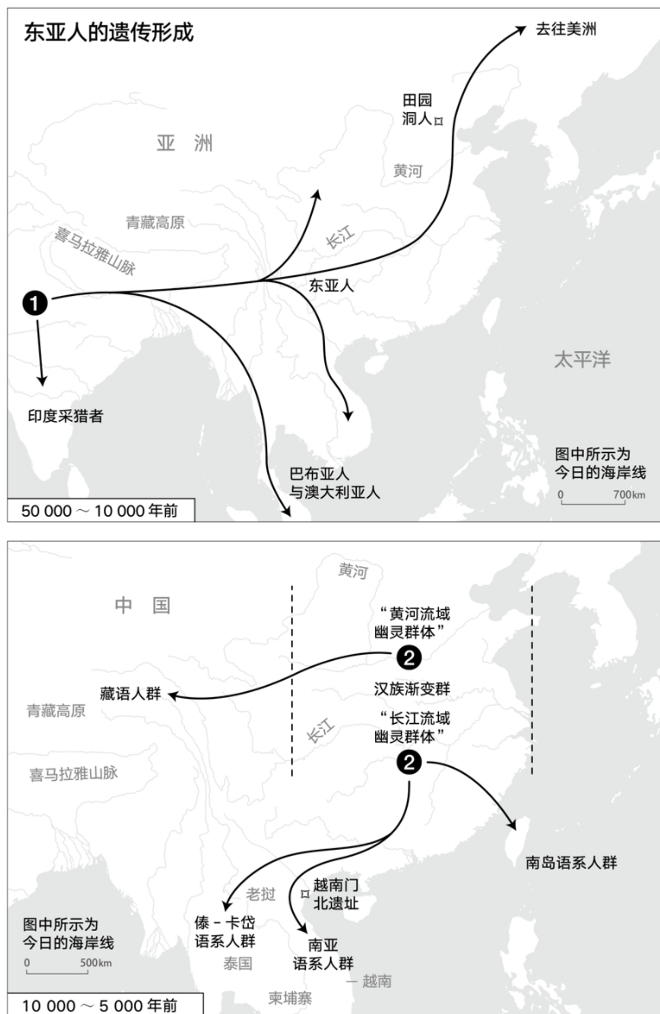


图23　东亚人的遗传形成

在5万年到1万年前之间，采猎者群体开始分化，往北扩张进入美洲，往南扩张进入澳大利亚。在9 000年前，来自这次大扩张的两个非常不同的群体，分别独立发展了农业文明。他们一个集中分布在黄河流域，一个集中分布在长江流域。这两个人群在5 000年前也开始往各个方向扩张。在中国，这两个群体的碰撞和混血创造了我们在当下汉族人群里观察到的北方和南方血统的梯度性差异。

青藏高原上的人群便是这种扩张的例子之一。他们大约2/3的血统来自"黄河流域幽灵群体"。很有可能就是他们首次把农业带到了该地区。他们另外1/3的血统来自另外一支久远的东亚支系，很有可能就对应着青藏高原上的原住民采猎者。[35]

另外一个混血的例子是日本人。在上万年的历史时间里，采猎者都占据着日本群岛。但是在大约2 300年前，日本群岛开始出现了东亚大

陆衍生出来的农业文化，这种文化跟同时代朝鲜半岛上的文化有着非常明显的相似性。据遗传学数据确认，农业文化到达日本群岛是人群迁徙的结果。斋藤成也（Naruya Saitou）及其同事建立了一个人群历史模型，把当下的日本人群模拟成两个古老的、分化程度很高的东亚群体的融合体。其中一个古老群体跟当下的朝鲜半岛上的人紧密关联，而另外一个古老群体跟今天的阿伊努（Ainu）人紧密关联。阿伊努人现在仅分布在日本最北边的岛屿上，他们的DNA与农业文明到来以前的采猎者的DNA非常相似。[36]通过斋藤成也的人群历史模型，可以推断出当下日本人的血统有大约80%来自农民祖先群体，而剩下20%来自采猎者祖先群体。

根据现在日本人基因组里的来自农民祖先群体的DNA片段的大小，我们和斋藤成也推断，农民祖先群体和采猎者祖先群体发生混血的平均时间是在大约1 600年前。[37]该时间远远晚于农民群体首次到达日本的时间，意味着在农民群体到达后，两个群体之间的隔离持续了几百年。该时间也对应着日本的古坟时代，正是在这个时代，许多日本岛屿第一次被纳入统一的中央政权之下，也许就是从那个时候开始，不同人群开始了普遍的混血，并最终形成了我们今天所观察到的相对同质化的日本人群。

古DNA也揭示了东南亚大陆上久远的人类历史。2017年，我的实验室从来自越南门北（Man Bac）遗址的古人类遗骸中提取了DNA。在这个有着近4 000年历史的遗址中，具有不同形态学特点的遗骸紧挨着埋葬在一起，有些遗骸的特点与长江流域的古代农民群体以及当下的东亚人很相似，有些遗骸则更接近于该地此前历史时期里的采猎者。[38]我实验室的研究人员马克·利普森（Mark Lipson）发现，我们收集到的所有古越南人样本都是一支很久远以前就分离出去的东亚支系与“长江流域幽灵群体”之间混血的结果，而且门北遗址里的部分农民明显拥有更多的来自“长江流域幽灵群体”的血统。另外，这两种血统的相对比例在门北农民群体里，与在当下一些偏远地区的南亚语系群体里非常类似。这些发现都支持这样一个理论：当今南亚语系的分布，是来自中国南部的种植水稻的农民祖先群体往外扩张传播的结果，这些祖先群体在扩张的过程之中还与当地的采猎者群体发生了混血。[39]一直到今天，柬埔寨和越南的许多南亚语系群体都还携带有少量但非常明显的采猎者血统。

带动南亚语系传播的人群扩张所留下来的遗传痕迹，不仅仅存在于当今使用南亚语系的地方。在另外一项研究中，利普森发现这种遗传痕

迹也存在于印度尼西亚的西部地区。该地区的语言主要属于南岛语系，但当地人的血统有一部分跟大陆上的南亚语系人的来源一样。[40]利普森的这一发现意味着，首先进入印度尼西亚西部地区的，很有可能是南亚语系人，然后才是遗传组成非常不一样的南岛语系人。这也可以解释之前语言学家亚历山大·阿迪拉（Alexander Adelaar）和罗杰·博朗斯（Roger Blench）所发现的一个现象，也就是在婆罗洲岛的南岛语系语言里存在着从南亚语系里借过来的词汇。[41]另外一种解释利普森的发现的可能理论是，使用南岛语系的农民祖先群体在迁徙的过程中绕道经过亚洲大陆，在那里与使用南亚语系的当地人群发生混血，然后再进一步迁徙到达印度尼西亚西部。

农民祖先群体从东亚的核心地区往边缘地带扩张，其中最让人印象深刻的例子是南岛语系人的扩张。今天，南岛语系分布在包括几百个偏远太平洋岛屿的一大片地理区域。综合考古学、语言学和遗传学的证据，我们当下的认识是，大约在5 000年前，东亚大陆的农业文明扩张到达了台湾岛，这里有着当今南岛语系里最古老的语言。然后在大约4 000年前，这些农民祖先群体往南迁徙到达菲律宾群岛，并进一步往南迁徙到达新几内亚主岛，还有它东边的多个小岛。[42]当这个群体从台湾开始往外迁徙时，他们很有可能发明了支腿独木舟，就是带有外伸木支架的独木舟，该支架增加了小船在汹涌水流中的稳定性，使得海洋航行成为可能。大约在3 300年前，制作拉皮塔（Lapita）样式陶器的人群开始在新几内亚以东的岛屿上出现了，他们很快就往太平洋深处的其他岛屿扩张，迅速到达了新几内亚3 000公里以外的瓦努阿图群岛。在接下来的短短几百年时间里，他们的扩张就覆盖了波利尼西亚群岛的西部岛屿，包括汤加和萨摩亚群岛。但接下来，扩张就进入了一个漫长的暂停期。该时期一直持续到了1 200年前，人群才重新往外扩张。到了800年前的时候，他们就已经占据了太平洋上最后的几个可供人居住的岛屿，包括新西兰、夏威夷，还有复活节岛。南岛语系人群往西的扩张同样让人印象深刻。在至少1 300年前，他们就到达了非洲沿岸的马达加斯加岛。要知道，该岛距离菲律宾可有9 000公里远。这也解释了为什么现在几乎所有的印度尼西亚人和马达加斯加岛人都使用南岛语系的语言。[43]

马克·利普森发现了一种可以标记南岛语系人群扩张的遗传示踪染料，或者说，一种在当下南岛语系人群中基本上都可以找到的血统。利普森发现，几乎所有今天的南岛语系人群都有一部分血统来自同一个祖先群体，该祖先群体跟当今台湾原住民的关系比跟任何其他东亚大陆群

体的关系都更近。这个发现也支持南岛语系人群是从台湾开始往外扩张的理论。[44]

虽然遗传学、语言学和考古学的证据都强烈支持这个南岛语系人群扩张的理论，但对于该理论的一个主张，不少遗传学家都表示怀疑和反对。该主张认为，在拉皮塔文化传播过程中，到达偏远西南太平洋岛屿的首批人群就是来自台湾的农民的后代，且没有与任何其他人群发生过混血。[45]就拿巴布亚新几内亚来说，从4万年前开始一直都有人类居住，新的迁徙人群经过巴布亚新几内亚的时候，居然没有跟当地的居民发生混血，这有可能吗？这种情况显得很不可能，尤其是考虑到当今所有巴布亚新几内亚以东的太平洋岛人都带有至少25%甚至多至90%的巴布亚原住民相关血统。[46]而且，主流假说也认为，考古学上的拉皮塔文化形成的历史时期，正好是来自中国农业中心（途经台湾地区）的人群与新几内亚人群之间有着频繁交流的时候，那么首批到达西南太平洋岛屿的人群怎么可能没有经过混血呢？

2016年，古DNA再一次发力了，它证明此前遗传学领域的主流学说是错误的。一直以来，从如太平洋南部岛屿的热带环境中，获得古DNA都很困难，因为这种环境不利于DNA的保存。但这种情况在近些年来有了明显的改善，因为有了我早前提到过的一个新技术的发现。罗恩·平哈西及其同事发现头颅的骨质致密的颞骨岩部，也就是包含内耳结构的部分，有时候含有的古DNA量是其他部分的近百倍。[47]一开始我们在研究太平洋古代遗骸的时候遭遇了很多的困难，但是当我们尝试使用颞骨岩部的时候，好运就来了。[48]

我们成功地从太平洋岛屿的古代人遗骸中提取到了DNA。这些样本来自瓦努阿图和汤加群岛，属于拉皮塔陶器文化，距离现在大约有3 000年到2 500年的历史。我们发现，这些样本在遗传上跟今天的当地人群有着巨大的差别，他们几乎不携带任何与巴布亚原住民相关的血统。[49]这说明，在这些样本所属的历史时期之后，肯定又发生了一次从新几内亚区域到遥远太平洋群岛的人口迁徙（见图24）。这次晚些时候的人口迁徙发生的时间最晚是在2 400年前，因为在我们收集的样本中，来自这个时间以及之后的瓦努阿图样本都带有至少90%的、跟巴布亚原住民相关的血统。[50]这波晚些时候迁徙而来的人群几乎完全取代了之前发展拉皮塔陶器文化的人群，但是却保留了拉皮塔人的南岛语系语言，这是如何发生的至今仍然是一个谜。但这就是遗传学数据告诉我们的事实。这种对人口迁徙的明确的证据，也只有遗传学才能够为我们提供。

遗传学为我们提供了这两个高度分化的人群之间存在着相互交流的确切证据，但这些人口迁徙的性质和影响如何，就需要考古学家为我们解答了。



图24　多起进入大洋洲的迁徙事件

古DNA证据表明，在第一批到达西南太平洋岛屿的人群之中，并没有当地现代人群里普遍携带的巴布亚原住民相关血统。这第一批人群在不早于5万年前到达新几内亚岛（见上图）。第二批迁入的人群携带着几乎完整的东亚血统（见中图），接下来的多次迁徙浪潮传播的主要是巴布亚原住民相关血统（见下图）。

来自西南太平洋岛屿的古DNA不断为我们带来意想不到的发现。当我的研究小组和约翰内斯·克劳泽的实验室独立对瓦努阿图人里的巴布亚原住民相关血统进行分析的时候，我们都发现，该血统更接近于当今新

几内亚岛附近的俾斯麦群岛上的人群，而不是所罗门群岛上的人群，尽管所罗门群岛正处在去往瓦努阿图群岛的海洋航线上。[51]我们也发现，在更遥远的波利尼西亚群岛上的人群所携带的巴布亚原住民相关血统，跟瓦努阿图人所携带的并不是来自同一个祖先群体。这也就是说，历史上进入太平洋深处岛屿的人口迁徙不是一次，不是两次，而是至少三次。第一次人口迁徙带来了东亚人血统和拉皮塔陶器文化，之后的迁徙带来了至少两种不同的巴布亚原住民相关血统。所以，人类进入太平洋岛屿的迁徙并不是一个简单的故事，而是一段非常复杂的历史。

我们真的有可能重建这些人口迁徙事件的细节吗？答案是肯定的，我们完全有理由相信这是有可能的。我们之所以能够对当今太平洋岛屿上人群的历史认识得越来越清楚，是因为存在着两个有利条件。一个有利条件是，我们可以从该区域获得古DNA。另外一个有利条件是，因为岛屿相对闭塞，岛屿上的人群历史一般比大陆上的要简单得多，使得重建岛屿上的历史事件也相对容易。对于人类如何迁徙进入这一片广阔地理区域的历史，通过对现代和古代人群的全基因组分析，我们很快就会得到更加准确的认识。

但是，我们现在对东亚大陆人群历史的认识还非常模糊、非常有限。在农业文明建立之后的几千年时间里，在不同的历史时期——石器时代、铜石并用时代、青铜时代和铁器时代，不同的人群兴起又衰落，形成了复杂的人群结构。在过去2 000年的时间里，汉族人非同寻常的迁徙扩张以及伴随着的大规模混血事件，给本来就已经复杂的人群结构又增加了一层面纱。这也意味着，对于每一个仅仅利用现代人群的遗传学数据去重建久远的东亚人类历史的尝试，我们都应该非常谨慎地对待它们的结论。

当我在写这一章的时候，古DNA革命正像海啸一般席卷全球各地，它很快就会到达东亚。中国现在已经成立了好几个世界水平的古DNA实验室，这一强大的技术很快将应用到此前几十年来收集的各种遗骸上。古DNA的研究将为我们揭示东亚大陆历史上不同人群之间的关系，以及他们与当今人群之间的关系。东亚人的祖先群体之间的相互关系是怎样的，末次冰期以后东亚人群的迁徙历史又是怎样的，我们对这些问题的认识，很快就会像我们对欧洲人群历史的认识一样清楚。

但是现在要预测东亚古DNA研究的结果是很困难的。虽然我们已经对欧洲人群的历史有了相对清楚的了解，但是欧洲并不能成为我们推断东亚历史的模板。在过去1万年的历史里，在多次巨大的经济和技术革

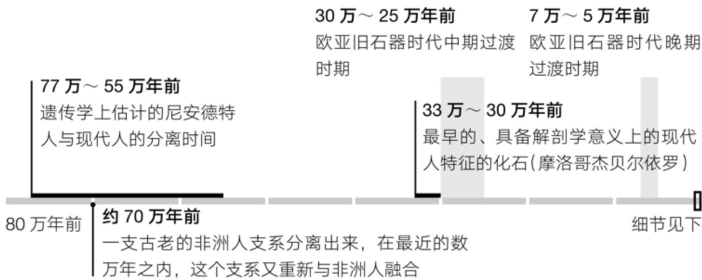
新中，欧洲都处于边缘地带。相反，中国正处在这些巨变的中心，例如建立农业文明。这意味着，虽然我们可以非常肯定东亚古DNA研究的发现会刷新我们的认识，但我们并不确定这些发现会是什么。我们唯一能确定的就是，古DNA研究能改变我们对这片世界上人口最密集区域的人类历史的认识。

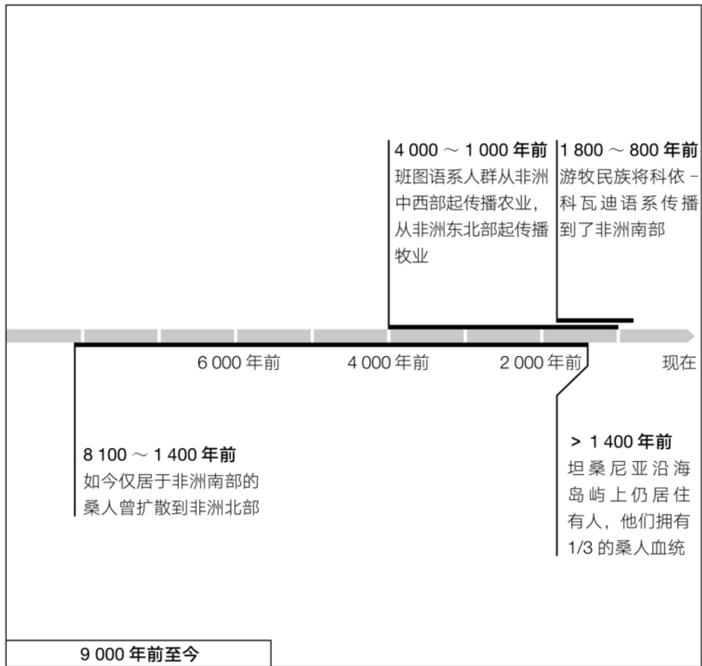
00

不可或缺的非洲人类史

第二部分

非洲的系列迁徙事件


30 万～ 25 万年前
欧亚旧石器时代中期过渡时期
7 万～ 5 万年前
欧亚旧石器时代晚期过渡时期
77 万～ 55 万年前
遗传学上估计的尼安德特人与现代人的分离时间
33 万～ 30 万年前
最早的、具备解剖学意义上的现代人特征的化石（摩洛哥杰贝尔依罗）
80 万年前
约 70 万年前
一支古老的非洲人支系分离出来，在最近的数万年之内，这个支系又重新与非洲人融合
细节见下


4 000 ～ 1 000 年前
班图语系人群从非洲中西部起传播农业，从非洲东北部起传播牧业
1 800 ～ 800 年前
游牧民族将科依－科瓦迪语系传播到了非洲南部
6 000 年前
4 000 年前
2 000 年前
现在
8 100 ～ 1 400 年前
如今仅居于非洲南部的桑人曾扩散到非洲北部
＞ 1 400 年前
坦桑尼亚沿海岛屿上仍居住有人，他们拥有 1/3 的桑人血统
9 000 年前至今

重新审视我们的非洲家园

我们对“非洲是人类起源故事的中心”的认识，反而让我们忽视了它最近5万年的史前史。很不可思议，是不是？非洲5万年前的历史得到了非常细致入微的研究，因为许多学者都认识到发生在非洲石器时代中期到晚期的过渡（Middle to Later Stone Age transition），以及发生在非洲门口、欧亚大陆西部旧石器时代中期到晚期的过渡（Middle to Upper Paleolithic transition），对人类文明的发展有着至关重要的意义。考古学证据表明，这些过渡阶段正是一些现代人类所特有的行为特征出现的时候。但是，学者们对这一阶段之后的非洲历史基本没有什么兴趣。在不同的学术会议上，我都常常听到这样一个说法——“我们离开了非洲”，好像现代人类历史的主角从此就离开了非洲，去了欧亚大陆。一个错误的印象是，在非洲孕育了当今非洲以外人群的共同祖先以后，人类在非洲的演化故事就了结了，留在非洲的人群只是保持着过去的样子，在过去的5万年时间里没有发生任何变化。

相比较对欧亚大陆过去5万年人类历史的丰富认识，我们对同时期非洲人类历史认识的匮乏显得异乎寻常。欧洲是现有研究关注最多的地方，在那里考古学家们已经详尽记录了一系列文化的转变：从尼安德特人到现代人的前奥瑞纳文化，到奥瑞纳文化，到格拉维特文化，再到中石器时代文化（Mesolithic Culture），然后到石器时代的农业文化以及这些农民的后代们所创造的铜石并用时代、青铜时代和铁器时代的文化。当下的古DNA革命，由于它非常不成比例地使用了许多来自欧亚大陆、尤其是欧洲的样本，更是进一步加剧了我们在认识史前史方面非洲与欧亚大陆的差距。

仅有的少数稍微深入点的研究都发现，留在非洲的人群跟迁徙出去的人群一样，也经历了非常复杂的演化。这其实是显而易见的。我们对非洲的人类历史所知不多的主要原因是研究的缺乏。过去几万年的非洲人类历史是我们人类整体历史中不可缺失的一部分。我们常常强调非洲是现代人的起源地，这反而让我们忽视了去研究留在非洲的人群是如何演化成今天这个样子的。现在，我们可以通过现代和古代DNA的研究来改变这种状况。

造就现代人的一次混血

2012年，萨拉·蒂什科夫（Sarah Tishkoff）和她的同事们研究了现代人与古老型人类的混血给当今非洲人基因组带来的影响。他们当时并没有使用古老型人类的基因组，例如被用来研究欧亚大陆上现代人与古老型人类混血的尼安德特人和丹尼索瓦人的基因组。[1]

蒂什科夫和同事们对几个来自非洲的分化程度很高的人群进行了全基因组测序，然后从这些基因组数据中寻找现代人与古老型人类混血留下的痕迹：与其他基因组相比，带有高密度遗传差异的、很长的DNA区域。这些区域可能来自一个跟现代人祖先高度分化的人群，它们通过混血进入了现代人的基因组。[2]他们把这种方法应用到当今非洲以外的人群上，所识别的DNA片段跟尼安德特人基因组里的片段几乎完美匹配，说明了这种研究方法的可靠性。蒂什科夫和同事们接着把这种方法应用到了非洲人群上，也发现了一些差异巨大的DNA片段，说明非洲人祖先与古老型人类发生过混血。但是，尼安德特人并没有跟当今非洲人的祖先发生过混血，说明这些DNA片段来自另外一种未知的非洲古老型人类，或者说，一个基因组尚未被发现的“幽灵群体”。

杰弗里·沃尔（Jeffrey Wall）和迈克尔·哈默（Michael Hammer）利用了同样的遗传学信号尝试着研究这种古老型人类与当今非洲人之间的关系。[3]他们推断这种古老型人类在大约70万年前与当今非洲人的祖先分离，然后在大约35 000年前又重新发生混血，为当今的一些非洲人群贡献了大约2%的血统。但是，这个数字不一定可靠。由于我们现在对人类基因组里突变发生的速率还有争论，而且沃尔和哈默也仅使用了有限的数据，我们需要对这些推断出来的时间和混血比例抱有谨慎的怀疑态度。

现代人与古老型人类在撒哈拉以南的非洲有可能发生过混血，这是一个振奋人心的可能性。而且在非洲西部，最晚到11 000年前还存在着带有古老型人类特征的人类遗骸，为现代人与古老型人类在非洲一直共存到相对较近历史时期的想法提供了考古学证据。[4]所以，现代人在非洲扩张的过程中，有着足够多的机会跟古老型人类发生混血，正如在欧亚大陆上发生过的一样。

如果在混血中，非洲古老型人类贡献的血统只有沃尔和哈默所推断的2%，那么很有可能这一部分血统只发挥了很有限的生物学效应，正如尼安德特人和丹尼索瓦人为非洲以外人群所贡献的血统的效应一样。但是，这并没有排除在非洲的历史深处存在着大规模混血事件的可能性。关于这点，尤其是在撒哈拉以南的非洲，最好的证据来自遗传突变的频

率。当一个新的遗传突变发生的时候，它只发生在某一个个体的身上，所以从人群的角度来看，这个突变的频率在一开始的时候是非常低的。在接下来的世代里，这个突变的频率会随机地上下波动，取决于每一代中有多少个个体从上一代的父母那里遗传到了这一个突变。绝大多数突变都无法到达较高的频率，因为在某些世代里，携带这些突变的少数个体很有可能没有把这些突变传递给他们的后代，于是这些突变在下一代里就消失了，频率也就降到了0%。

遗传突变是经常发生的，这会不断地往人群里添加新的频率极低的突变。所以我们可以预测，一般人群里频率低的突变会远远多于频率高的。事实上，一般人群里突变的频率与处于这种频率的突变的数目之间服从反比定律：处于10%频率的突变的数目是处于20%的两倍，而处于20%频率的突变的数目是处于40%的两倍。

我的同事尼克·帕特森研究了一组特殊的遗传突变，检验它们是否符合这一预测的反比定律。他使用了来自尼日利亚约鲁巴人群（Yoruba）的许多个体作为研究样本。他使用的遗传突变符合两个条件：不仅要存在于这个大样本里，还要存在于尼安德特人里。[5]要求突变同时也出现在尼安德特人里是一个非常聪明的想法，因为我们几乎可以肯定，这样发现的突变在现代人与尼安德特人的共同祖先人群里是很高频、很常见的，这也意味着它们在当代人群里也很有可能是很高频的。通过数学公式的演算，这些突变在当代人群里应该是高频的这一个趋势，刚好可以被我们先前描述的反比定律所抵消，使得这些突变在不同的频率上应该都是均匀分布的。

但是，我们在实际数据里观察到的并不是预测的这些模式。当帕特森分析了当今约鲁巴人群的基因组后，他发现符合条件的突变明显集中在非常高频和非常低频的区间，而不是我们预测的均匀分布在不同的频率上。这种U形分布恰恰是在现代人与古老型人类存在混血的情况下才会出现。当两个群体分离之后，来自祖先群体的突变的频率会在每个群体里独立地发生随机波动，当一个突变在一个群体里的频率随机波动到0%或者100%的时候，它在这个群体里也就不再是一个有差异的位点，因为此时所有的个体都不携带突变（频率为0%）或者所有的个体都携带突变（频率为100%）。当我们在做突变频率分布的统计分析的时候，没有差异的位点是不被包括在内的。由于在两个相互隔离的群体里，突变频率的波动是随机的，所以，在一个群体里频率随机波动到0%或者100%的突变，跟另一个群体里也发生这种波动的突变基本上是不会相

同的。当两个群体重新发生混血的时候，那些在一个群体里频率增加到100%从而成为“无差异”位点的突变，由于它在另外一个群体里没有发生同样的情况，这个突变在融合的后代群体里依然是一个有差异的位点。当我们在统计融合后代群体里的突变频率分布的时候，它不是原先两个祖先群体里的两个平均分布的简单叠加，而是会产生额外的波峰。第一个波峰是由那些在第一个群体里达到0%和100%频率的突变造成的，这个波峰的位置取决于混血的比例，其开始的位置正是这个群体贡献血统的比例。第二个波峰是由那些在第二个群体里达到0%和100%频率的突变造成的，这个波峰开始的位置是100%减去第二个群体贡献血统的比例。这正是帕特森观察到的突变频率分布模式，而且他进一步揭示，这种模式可以被以下模型所解释：当今的约鲁巴人群是历史上两个分化程度很高的人群以近乎相等的比例混血的结果。

帕特森进一步检验是否这次混血只影响到了约鲁巴人群，而没有影响到非洲以外的人群。换句话说，这次混血是否发生在约鲁巴人群的祖先与非洲以外人群的祖先分离之后。但是实际数据并不支持这个想法。相反，所有的非洲以外人群，甚至还包括其他分化程度很高的非洲支系，例如桑人采猎者，都似乎是来自这同一次的混血。也就是说，虽然帕特森从西非人开始研究，但他发现的这一次现代人与古老型人类的混血并不只是影响到西非人群。相反，它的影响遍及所有的现今人群，意味着这一次混血很有可能是发生在现代人刚出现不久的时候，按照考古学的人类化石证据，这应该是在不早于30万年前的时候（见图25）。[6]

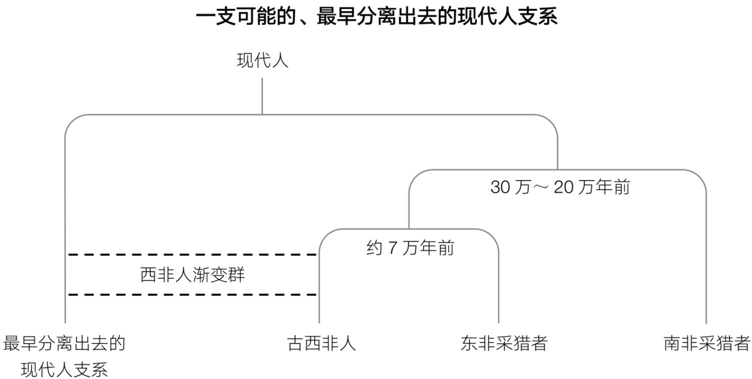


图25　现代人血统里可能存在的一支尚未发现的、在很久远以前就分离出去的支系

当今的现代人群之间的久远历史渊源绝不简单。基因组研究发现的一个模型是，在非洲发生的一次人群分离形成了一支“最早分离出去的现代人支系”，该支系通过后来的混血重新与其他现代人支系融合。西非人中来自这个支系的血统占比最大。这次最古老的人群分离肯定是发生在东非和南非采猎者群体分离以前，也就是30万年到20万年前之间。在5万年前以后，有可能就是与

非洲石器时代晚期和欧亚大陆旧石器时代晚期相关的现代人的扩张，重新把所有的非洲人群联系到了一起。

帕特森的发现与李恒和理查德·德宾2011年的一个研究发现（我们在本书的第一部分已经讨论过）有着异曲同工之妙。他们的研究发明了一种新的统计学方法，可以从单独一个个体的基因组里推断出现代人在历史上的人群大小变化。[7]这种方法比较了一个个体基因组里来自母亲的序列与来自父亲的序列，并推断出每一个位点的母源序列与父源序列的共同祖先序列所处的历史时期。分析发现，基因组里共同祖先处在40万年到15万年前之间的位点数目明显比预计的要少。[8]由于这种预计的基本假设是现代人的群体大小一直保持恒定，所以，一个可能的解释是，在这个特定的历史阶段，现代人的祖先群体有着非常大的人口，这意味着当今的两个DNA序列在这个特定的历史阶段拥有一个共同祖先的可能性很小（每一个世代都有非常多的个体可能成为一个DNA序列的祖先）。

但是，另外一个可能的解释是，现代人的祖先群体是由多个高度分化的人群组成的，而不是任何个体之间都可以自由结合的单一一个群体，所以当今DNA序列在这个时间段的祖先序列就处在不同的、相互隔离的人群里。这种情况正好符合帕特森所揭示的、现代人与古老型人类之间的混血事件。而推断出来的混血事件的时间也正好是考古学研究发现的古老型人类遗骸与现代人遗骸相互重叠的历史阶段。例如，近年在南非共和国的一个山洞中发现的纳莱迪人（Homo naledi）的骨骼就具有比较接近现代人的身体，但其脑部比现代人的要小得多。纳莱迪人存在的时间据推算是34万到23万年前，正好与现代人的祖先共存了一段时间。[9]

除了蒂什科夫和尼克·帕特森的研究之外，还有第三种证据证明非洲的现代人与古老型人类发生过混血。一种普遍的想法是，非洲南部的桑人采猎者的祖先支系在很早以前就跟其他所有现代人群的祖先支系分离了，在这以后，其他的现代人群才逐渐发展分离出来。[10]如果这种模型是正确的，那么我们可以预计当今桑人跟非洲南部以外的任何一个人群共享的遗传突变的数目应该是相近的。但是，我实验室的研究人员蓬图斯·斯科格隆发现，桑人跟东非和中非的采猎者所共享的突变，比包括约鲁巴人在内的西非人群所共享的要多。[11]如果西非人群从古老型人类处获得了更多的血统，那么斯科格隆观察到的现象就可以得到解释。所以，很有可能我们当今所有的现代人群都来自两个分化程度很高的祖先群体的混血，而西非人从其中一个祖先群体处得到了最大比例的血统。

这些结果都表明这次混血发生的时间远远在5万年以前，也就是远远在考古学记录的具有现代人特征的人类行为出现以前。这次混血不是一个次要事件，不是像发生在非洲以外人群里的2%的尼安德特人的混血，也不是像沃尔和哈默在非洲人群里找到的少量“幽灵”古老型人类的血统。因为我们发现的这次混血的比例接近50%:50%，所以我们很难说哪一个祖先群体是古老型人类，哪一个群体是现代人类。也许两个群体都不是古老型人类，或者两个群体都不是现代人类。也许正是这一次混血造就了现代人类，它把两个祖先群体的生物学性状集中到了一个人群里，并通过新的组合方式让这个新人群得到了演化上的适应性优势。

农业文明的扩张和语言的传播

对于在现代人的祖先群体形成以后的非洲历史，也就是在5万年前非洲以外人群的共同祖先迁徙离开非洲和近东以后的非洲历史，我们应该从何开始研究呢？一般来说，非洲人基因组的多样性比非洲以外人群基因组的要高1/3，所以，我们拥有许多信息可加以利用。非洲的人群多样性是超乎寻常的，不仅仅在群体内部，而且在群体之间都存在着很高的多样性。一些非洲群体之间相互分隔的时间是非洲以外任何两个群体分隔时间的近4倍。这种群体分隔时间的差别正反映在基因组遗传变异的密度上，对某些非洲群体来说，例如来自南非的桑人采猎者和来自西非的约鲁巴人，他们基因组之间遗传差异的数目远远大于非洲以外的任何两个基因组。[12]

但是，从今天的人群去推断非洲久远的历史是极端困难的。虽然大多数古老的遗传变异仍然存在于当今的人群里，但是历史上复杂的混血已经把它们搅成了一团乱麻。发生在过去几千年里的、最近的人群混血是由至少4次人群扩张造成的。这几次人群扩张全都对应着语系的传播，而且基本上是由农业文明的扩张推动的。[13]这些人群的扩张为非洲过去的历史披上了一层面纱，有些群体迁徙到了离他们起源地几千公里以外的地方，取代了之前在当地广泛分布的人群，或者与他们发生混血。从这个角度讲，非洲人群的历史跟欧洲的并无差别，两者都在过去的几千年里发生了天翻地覆的变化。

对非洲历史有着最大影响的农业文明扩张对应着班图语系的传播（见图26）。[14]考古学研究已经记录了，在大约4 000年前，一种新的文化如何从非洲的中西部，也就是当今尼日利亚和喀麦隆的边界处开始往

外扩张。创造这种文化的人群住在森林和不断扩张的稀树草原的交界处，他们培育了一系列高产的农作物，所以有能力供养高密度的人群。[15]在大约2 500年前的时候，他们已经迁徙到了远至东非维多利亚湖的地方，并且掌握了制造铁器的技术。[16]而在大约1 700年前，他们到达了非洲南部。[17]这次扩张的结果是，在当今的东非、中非和南非的绝大多数人说的都是班图语系的语言，而且这些语言在当今的喀麦隆表现出了最大的多样性。这种语言的分布模式也说明，原始班图语系是从中非喀麦隆地区起源，然后跟随着4 000年前的那一次文化扩张向其他地方传播的。[18]班图语系是一个更大的语系，尼日尔-科尔多凡语系（Niger-Kordofanian family）的一个分支，该大语系包括了西非的绝大多数语言。[19]这就很有可能解释，为什么遗传变异的频率在尼日利亚与赞比亚人群之间的相似性大过德国与意大利人群之间的相似性，尽管前两者之间的地理距离远远大于后两者之间的距离。

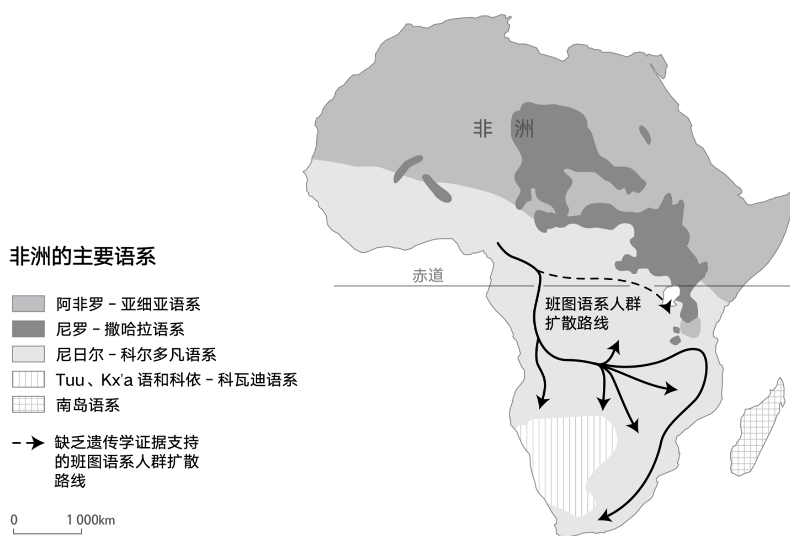


图26　非洲的主要语系

由于班图语系人群在过去4 000年里的扩张，西非人相关的血统在今天的东非和南非都占据着主导地位。

新的极端灵敏的遗传学方法的发展，使得我们能够检测出个体之间在过去几千年里是否拥有共同祖先。这些方法也使得我们终于能够开始去解析班图语系扩张的地理路线了。在遗传差异上，东非班图语系人群更接近于中非雨林以南的马拉维人，而不是喀麦隆人。[20]这意味着最早的班图语系人群的扩张大体上是先向南迁徙，然后再从非洲南部迁徙进入东部。这个发现不同于早前认为的班图语系从喀麦隆直接往东迁徙的

理论。自从有了遗传学数据以后，原先的理论就不再可信了。

另外一次具有巨大影响的农业文明的扩张与尼罗－撒哈拉语系（Nilo-Saharan languages）的传播有着直接的关系。该语系的当今使用者包括了从马里到坦桑尼亚的许多人群，而且他们大部分是游牧民族。一种通常的看法是，尼罗－撒哈拉语系的传播是由农业和游牧文明在干旱的非洲萨赫勒地区的扩张所推动的。这次文明的扩张有可能跟过去5 000年里撒哈拉沙漠的蔓延有关系。

尼罗－撒哈拉语系的一个重要分支是尼罗语系（Nilotic languages）。该分支语系的主要使用者是尼罗河沿岸和东非的游牧民族，包括马赛人（Maasai）和丁卡人（Dinka）。遗传学数据表明，在历史上，当尼罗语系的游牧民族与农业民族相遇的时候，游牧民族并不总是处于弱势地位。例如，肯尼亚西部的卢奥族（Luo）是一个尼罗语系语言的农业民族，美国前总统巴拉克·奥巴马（Barack Obama）的父亲就来自该民族。但是，我实验室的一位来自该民族的研究人员，乔治·艾尤多（George Ayodo），发现卢奥族的遗传突变的频率更接近于绝大多数班图语系的人群。这意味着在历史上，这个原先属于班图语系的东非人群转而采用了与之邻近的、具有更高社会地位的人群的尼罗－撒哈拉语系语言。[21]

迄今为止，非洲的多种语系中，起源和扩散最不清楚的要数阿非罗－亚细亚语系（Afroasiatic languages，也称亚非语系）了。这也是我们讲到的又一个农业文明大扩张。该语系在今天的埃塞俄比亚地区具有最大的多样性，这种地理分布也为“该语系起源于非洲东北部”的理论提供了支持。[22]但是，该语系也有一个分支存在于近东，包含了阿拉伯语、希伯来语和古阿卡德语等。基于这一现象，另有一种假说认为，阿非罗－亚细亚语系或者至少它的一些分支是随着近东农业文明的扩张而传播的[23]，这次扩张在大约7 000年前把大麦、小麦和其他近东的农作物带到了非洲东北部[24]。

古DNA研究为我们检验这些不同的理论假说提供了新的洞见。有了古DNA，我们才有可能揭示近东和北非之间的古老的人群流动，也正是这些人群流动传播了语言、文化和农作物。在2016年和2017年，我的实验室发表了两篇文章，报道了包括阿非罗－亚细亚语系以外的人群在内的许多东非人群，所共同拥有的一个特征：他们都有很显著的一部分血统是跟1万年前近东的农业人群相关的。[25]除了1万年前的这次混血，我们的研究还发现了第二波与欧亚西部人群相关的混血。这次混血的一

个主要来源是伊朗的农业文明，考虑到青铜时代近东农业文明的扩张，这不难理解。第二波混血的证据是，从索马里到埃塞俄比亚的许多使用阿非罗－亚细亚语系库希特语分支（Cushitic sub-family）的人群里，这种来自近东的血统广泛存在。另外，遗传学数据表明，在阿非罗－亚细亚语系传播和分化的历史时期里，在中世纪以前的近东人群里，或者埃及人里，都基本不存在与撒哈拉以南非洲人相关的血统。那么，总的来说，至少存在着两次从北到南的人群迁徙，但不存在从南到北的迁徙。[26]

基因无法决定一个人使用哪一种语言，所以单纯依靠遗传学数据，我们无法为语言的起源和传播提供确切的证据。也就是说，我们无法知道阿非罗－亚细亚语系的起源地是撒哈拉以南非洲、北非、阿拉伯还是近东地区。但是毫无疑问，遗传学数据增加了阿非罗－亚细亚语系或者至少它的某些分支起源于近东地区农业文明的可能性。遗传学的发现也为我们提出了一个问题：那些从北往南迁徙的人群当时使用的是什么语言呢？

最后一个非洲农业文明的大扩张与非洲南部的科依－科瓦迪语系相关。正如南非采猎者使用的两种语言Kx'a和Tuu，科依－科瓦迪语系的特点是对咔嗒音的使用。由于科依－科瓦迪语系的诸多语言共享了一些与放牧相关的词汇，有假说认为该语系是在1 800年前由游牧民族从东非带入南非的，这些外来的民族很有可能从当地的采猎者原住民那里学会了使用咔嗒音。[27]

遗传学数据也支持当今的科依－科瓦迪语系民族有很大一部分血统来自东非人群的假说。2012年，我实验室的约瑟夫·皮克雷尔（Joseph Pickrell）发现，科依－科瓦迪人跟埃塞俄比亚人共享的血统，明显地多于跟使用Kx'a和Tuu语言的人所共享的，这与科依－科瓦迪人是从北边迁入的假说相吻合。[28]在一些科依－科瓦迪人群中，根据DNA片段的大小，我们可以推断出，那些来自东非人的DNA片段可能来自1 800年到900年前与一个“幽灵”游牧人群混血的结果。考虑到人群之间的混血需要较长的一段时间，这个遗传学上推断出来的时间正好与历史上游牧民族进入该地区的时间相吻合。[28]在这些来自东非人的DNA片段里，皮克雷尔进一步识别出了更小的很有可能来自中东人的片段，因为这些片段与中东人基因组的相似度高于任何其他的人群。从这些片段的长度可以推断它们来自大约3 000年前的一次混血。埃塞俄比亚的很多人群都携带有欧亚西部血统和撒哈拉以南血统，混血发生的时间刚好也是在大约

3 000年前。[29]所以，这些发现进一步提供证据，支持了科依 - 科瓦迪语系来自东非的假说。

现在，古DNA也证实了这个假说。2017年，蓬图斯·斯科格隆研究了两个古DNA样本。其中一个是来自东非坦桑尼亚赤道附近的、有着大约3 100年历史的女婴遗骸，另一个样本来自南非好望角地区的西部，有着大约1 200年历史。与这两个样本一起出土的考古文物和动物骨头表明他们都来自游牧民族。[30]其中的坦桑尼亚女婴正是来自我和皮克雷尔所预测的“幽灵”游牧民族。该民族大部分的血统来自古老的东非采猎者，而剩余的则与欧亚西部的人群相关。我们几乎可以肯定的是，这个人群在游牧文化从近东和北非传播到撒哈拉以南非洲的过程中发挥了重要的作用。来自另外一个古DNA样本的研究结果也支持这个主张。这个南非的游牧者有1/3的血统来自坦桑尼亚女婴所属的游牧民族，而剩下的则来自与当今桑人采猎者相关的当地人群。在这个有着1 200年历史的南非游牧者身体里，其混血的相对比例与当今的科依 - 科瓦迪语系民族非常接近，而且许多当今的科依 - 科瓦迪语系民族依然过着游牧的生活。这些发现都说明，早期的科依 - 科瓦迪语系语言、游牧文化和东非而来的血统，都是通过人群的迁徙而传播到南非的。

当今非洲人在生物学和文化上的多样性令人赞叹，但它也具有欺骗性。由于过去几千年里农业文明扩张的强烈影响，我们并不能通过当今的人群去解读完整的非洲人类历史。当下研究非洲人类学、考古学和语言学的学者们常常会掉进一个陷阱：过分地关注当今非洲人群的多样性。一个经典的例子就是，当我们这些研究人员在做关于非洲的报告的时候，会经常使用一张放满了各种非洲人头像的幻灯片，好像只要解释了这所有的人类多样性，我们也就彻底理解了非洲久远的人类历史。但问题是，当今非洲的人群结构主要是过去区区几千年里农业文明扩张的结果。过分关注当前的人群多样性，反而阻碍了我们去真正研究完整的非洲人类历史，正如过分强调非洲是现代人的起源地，反而阻碍了我们去关注非洲的近古历史。我们不能只盯着那一层面纱看，相反，我们应该把它撕下来，去追寻它背后历史的真相。而为了达到这一目的，我们需要古DNA。

重建非洲采猎者的历史

在农业人群深刻改造了非洲的人群结构之前，生活在非洲的是什么

人呢？如果只是基于当今人群的遗传学数据，我们几乎无法回答这个问题。在这本书的前言部分，我讲了一个关于卢卡·卡瓦利 - 斯福扎的故事。他在1960年的时候跟人打了一个赌，他认为仅仅基于现存人群的遗传变异模式，我们就可以重建人类久远的历史。[31]但是，他输了。古DNA研究迄今已经揭示了许多的人群迁徙和灭绝事件，在大多数情况下，仅仅利用留在当代人群里的遗传学信号，就算使用再复杂的统计学模型，也无法还原古代人群历史的细节。

能够帮助我们走出这种困境的，不出你所料，正是古DNA的全基因组测序技术所带来的突破。我们可以把这些古DNA数据同当下某些人群的数据进行综合分析。具有特殊研究意义的当下人群是那些在遗传学上和文化上相对独立的人群，例如非洲中部的俾格米人、非洲南端的桑人采猎者、坦桑尼亚的哈扎人（Hadza）等。这些人群就像是由班图人组成的海洋里的几个孤岛，他们带有咔嗒音的语言与班图语有着明显的差别，而且他们的遗传组成也显著不同。有些人群拥有着与班图人高度分化的祖先支系。综合分析这些现代人群和古DNA数据，我们才有可能揭示非洲久远的人类历史。

因为炎热的天气加速了降解DNA的化学反应，在非洲的大部分地区都很难找到保存完好的古DNA样本。但是，由于我们对古DNA提取技术的效率的改进，以及我们对遗骸里古DNA含量最多的部位的认识，在2015年，古DNA革命终究还是到达了非洲。

非洲第一组古DNA全基因组数据来自一具有着4 500年历史的遗骸。[32]该遗骸挖掘自埃塞俄比亚的一个高地洞穴，与它血缘关系最近的现代人群是埃塞俄比亚的阿里部落（Ari）。当今的埃塞俄比亚有着一套精细的等级制度，还有详尽的规则阻止有着不同传统角色的人群通婚。[33]阿里部落有三个等级——种植者、铁匠和陶匠。这三个等级的人群在社会生活和血统上都相对独立，而且也跟阿里部落以外的部落保持着相对隔离的状态。[34]因为阿里人与这个4 500年前的高地个体有着独特的遗传亲和度，我们可以很清楚地推断出，在当今埃塞俄比亚所在的非洲地区，在过去至少4 500年的历史里，一直存在着强烈的障碍性因素阻止了基因的交流和人群的同质化。这是我所知道的、关于长期族内通婚的最好的例子，它的存在比印度族内通婚的历史还要长。据现有记载，印度的族内通婚历史只有区区几千年。[35]

古DNA不断为我们带来惊喜。2017年，我实验室的蓬图斯·斯科格隆分析了16个来自非洲的古人类样本：来自南非共和国的生活于大约2

100年到1 200年前的采猎者和游牧者，来自非洲南部马拉维的生活于大约8 100年到2 500年前的采猎者，还有来自坦桑尼亚和肯尼亚的生活于大约3 100年到400年前的采猎者、游牧者和农民。[36]虽然与欧亚大陆的一些最古老的现代人类样本相比，这些来自非洲的样本都很年轻，但是它们依然为我们了解农业文明发展以前的非洲人群结构提供了宝贵的信息。

我们通过古DNA分析发现的第一个重大惊喜是：在撒哈拉以南非洲的东部海岸上，曾经广泛生活着一个采猎者人群，他们在后来的农业文明扩张中被取代而基本消失。[37]我们把这个群体叫作"东非采猎者"。在我们的样本中，两个来自埃塞俄比亚和肯尼亚的采猎者就来自该群体，当今生活在坦桑尼亚的总人数不超过1 000的哈扎人基本上也是该群体的后代。我们还发现，与撒哈拉以南非洲的任何人群相比，这个东非采猎者人群与当今的非洲以外人群关系更近。这意味着，东非采猎者的祖先人群很有可能最早发生了非洲石器时代的中期到晚期的过渡，进而推动了在5万年前发生的现代人走出非洲以及在非洲内部的扩张。所以，东非采猎者的祖先人群在我们人类的历史进程中发挥着至关重要的作用。

东非采猎者本身也不是一个同质化的人群（见图27）。从我们的数据就可以很明显地看到，至少存在着3个不同的东非采猎者群体：一个群体涵盖了古埃塞俄比亚人和古肯尼亚人，一个是桑给巴尔群岛和马拉维的古代采猎者的祖先，还有一个是当今哈扎人的祖先。[38]基于当时有限的数据，我们没有办法确定这3个群体相互分离的时间。但是，考虑到这片地理区域的巨大面积以及人类在这里生活的久远历史，很有可能这些群体之间存在着上万年的分隔。这种非常长时间的分隔在非洲的采猎者群体里是有先例的。2012年，我的实验室以及另一个研究小组都发现，一个被我称为"南非采猎者"的人群是由两个分化程度非常大的祖先支系融合形成的，这两个支系之间就有着2万年以上的隔离时间。[39]（南非采猎者与东非采猎者的分化程度，跟与任何一支当今人群的分化程度一样高。）东非跟南非一样，生活着各种各样、差异巨大的人群，所以很有可能，东非采猎者里不同支系的分离时间也跟南非采猎者之间的隔离时间一样久远。

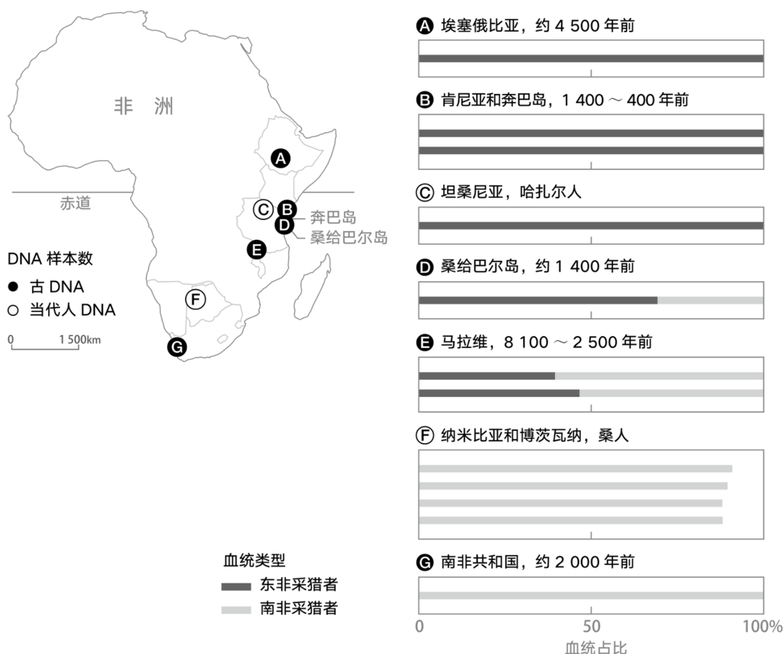


图27　班图语系扩张前的东非人群结构

当今仅仅局限在南非桑人采猎者人群里的血统（F）在过去曾经广泛分布，覆盖了至少是坦桑尼亚的东非。当今局限在坦桑尼亚哈扎人里的血统（C）在过去也曾经是广泛分布的。

我们古DNA分析发现的第二个惊喜是：一些来自古老非洲采猎者人群的样本，同时拥有南非采猎者和东非采猎者的血统。现如今，南非采猎者的血统基本上仅存在于非洲的最南部。几乎所有使用咔嗒音的人群都从南非采猎者那里获得了部分血统，而当今的桑人采猎者和我们收集的非洲南部的古采猎者样本，更是从他们那里获得了几乎全部血统。尽管如此，我们发现“南非采猎者”这个名字可能会误导我们对该人群的起源的认识。在我们收集的样本里，有两个来自坦桑尼亚沿岸岛屿——桑给巴尔岛和奔巴岛的样本，它们有着大约1 400年的历史，其中大约1/3的血统来自南非采猎者，而剩下的则来自东非采猎者。[40]在大约1万年前的时候，这两个岛屿所属的岛链随着海平面的上升而与非洲大陆分开，因此这些岛屿上很有可能就生存着1万年前的东非人群的后代。[41]除了这两个，我们还有另外7个有着8 100年到2 500年历史的样本。虽然它们来自非洲中南部马拉维的3个不同的考古地点，但是它们都属于同一个人群。这个人群有2/3的血统来自南非采猎者，而剩下的来自东非采猎者。综合这些信息，我们可以确定，与南非采猎者相关的血统曾经广泛

地存在于非洲。这就使得我们无法确定该人群是从哪里起源的。

古DNA研究告诉我们，在农业文明扩张以前的人群分合的历史也依然影响着当今的非洲人群结构。所以，人类在非洲的故事在各个层面、各个时间深度上都是非常复杂的。其实，单单从非洲的巨大面积、迥异的地貌和人类存在的久远历史中，我们也可以猜测到，这里必然蕴藏着丰富而复杂的故事。现在，古DNA革命才只是刚刚登陆了非洲。在接下来的几年时间里，我们会获得更多的、来自更多地方和更久远过去的古DNA样本。可以确定，这些数据将转变和增加我们对非洲古老历史的认识。

非洲人类历史研究的前景

自然选择是造成非洲复杂人群结构的重要原因之一。在当今的西非人或者有西非血统的人群中，镰状细胞贫血症的发病率很高。这种疾病源自血红蛋白基因上的遗传突变。血红蛋白是血液里运输氧的最重要的载体，改变血红蛋白功能的遗传突变会影响血液里氧的运输，并导致镰状细胞贫血症。在自然选择的作用下，这种致病的遗传突变在非洲好几个地区的人群里达到了可观的频率：西非（例如塞内加尔）、非洲中西部（例如尼日利亚）还有中非（从这里开始，这种突变随着历史上班图语系人群的迁徙而传播到了非洲的东部和南部）。

这种突变在这些人群里上升到高频的原因在于，当一个个体从父母那里获得一个突变的副本的时候，这个突变会保护该个体不受传染性疾病疟疾的折磨。但是，当一个个体从父母那里获得两个突变的副本的时候，该个体就会罹患镰状细胞贫血症。从这个角度上讲，镰状细胞贫血症是人类适应性生存的代价：为了使群体里大约20%的只携带一个副本的人少受疟疾的折磨，另外大约1%的人不可避免会继承到两个拷贝，从而罹患镰状细胞贫血症，在不经治疗的情况下会早夭。

令人称奇的是，同种类型的突变在非洲的三个地区是独立发生的。我们知道，三个地区的突变是独立的，因为它们处在基因组的不同位置。换句话说，三个不同的突变由于具有相同的功能和适应性优势，在非洲的三个不同地区分别达到高频。这种情况显得不同寻常，因为从一个方便省事的角度考虑，更有可能的情况是，一旦这样一个非常有益的突变发生，它就会乘着自然选择的东风迅速在人群里扩张，哪怕不同人群间的通婚比例很低，它也会借此扩张到非洲广大的疟疾发病区。[42]现

实情况虽然比预想的复杂得多，但并非独一无二。类似的情况也发生在与成年人乳糖代谢能力相关的遗传突变上。携带特殊遗传突变的个体在成年以后依然保持代谢乳糖的能力，这种表型在几个人群里比较普遍：北非人、西非的富拉尼人（Fulani），还有苏丹和肯尼亚的马赛人。但在这些人群里，控制相同表型的是同一个基因的不同遗传突变，跟镰状细胞贫血症的例子是一样的情况。[43]

正如彼得·拉尔夫（Peter Ralph）和格雷厄姆·库普之前曾提出的一个想法，控制镰状细胞贫血症和牛奶代谢能力的这两类遗传突变存在着多次独立起源的现象，这意味着非洲的这些人群之间，包括撒哈拉以南那些距离不超过一二千公里的人群之间，几乎不存在迁徙交流。正因为无法从邻居那里获得有益的遗传突变，不同的人群只能依靠自己独立产生的遗传突变去适应环境。[44]在过去几千年里，非洲一些地区之间有限的迁徙交流造成了当今非洲特殊的人群结构模式，拉尔夫和库普把这种模式称为"镶嵌画"模式。在这幅镶嵌画里，每一块小瓷砖代表着携带相同遗传背景的人群，瓷砖之间的分界线代表着不同人群之间的分隔。人群之间的基因交流会慢慢消除它们之间的分界线，而人群之间的隔离以及各自人群内部新突变的产生则会加深它们之间的分界线。在镰状细胞贫血症和牛奶代谢能力这两个例子上，拥有相同遗传突变的区域的大小，反映了过去几千年里临近人群之间的基因交流的频繁程度。

我们对非洲人群历史的认识还处于初始阶段，但是很明显，非洲的人类故事是非常复杂的。在这里，不仅有多个主要支系之间的隔离，例如东非采猎者和南非采猎者，也有着不同层次的混血事件，农业文明扩张所带来的混血仅仅是其中最近发生的事件而已。随着越来越多的非洲古DNA样本被解读，我们终将厘清过去几万年里非洲人类变迁的模式，并将重建他们的人群历史。

现在我们可以肯定的是，在非洲，与在其他所有的已经获得大量古DNA样本的地区一样，传统的描述人群之间关系的进化树模型都是错误的。这些模型把当今人群描述成一棵进化树上的不同分枝，认为这些分枝从祖先枝干衍生出来以后便一直保持不变、相互隔离。真正的历史是一个又一个人群分离与融合的大循环。我们同样可以肯定的是，不论在非洲，还是在全世界其他地方，更多的古DNA数据将不断地证伪许多现有的假说。这些新的信息，对我们的社会，以及对重新思考"我们是谁"这个问题所产生的深远影响，将是这本书第三部分的主题。

WHO WE ARE
AND
HOW WE GOT HERE

人类起源的故事



第三部分

颠覆性的基因组

基因组里镌刻着人群之间、性别之间、阶层之间的社会权力不平等，这种不平等根深蒂固，但这不是我们接受它的理由。基因组里也镌刻着人群之间的生物学差异，但这种差异与种族主义的世界观判若鸿沟。古 DNA 革命将继续书写翻天覆地的篇章，回答“我们是谁，我们从哪里来”。

10

基因组中的不平等

第三部分

伟大的融合

早在1492年哥伦布到达美洲不久之后，美洲的民族大熔炉就开始搅动了。在此之前，欧洲的殖民者、他们的非洲奴隶以及美洲原住民们在过去的上万年时间里一直处于相互隔离的状态。在他们相遇之后的几年时间里，混血便开始了。一直到现在，混血的人口已经达到了上亿人。

“梅斯蒂索”马丁·科尔特斯（Martín Cortés“el Mestizo”）[59]是最早的混血儿之一。他的父亲埃尔南·科尔特斯（Hernán Cortés）在1519年的军事行动中仅带领了500名士兵，便推翻了此前统治墨西哥的阿兹特克帝国。在这次军事行动开始之后的4年内，马丁·科尔特斯就出生了。他的母亲，玛琳切（La Malinche），是一次战斗后被西班牙人俘虏的20名女性之一。她一开始是西班牙人的翻译，但不久之后便成了埃尔南·科尔特斯的情妇。西班牙殖民者很快就创造了一个新的名称来描述像马丁·科尔特斯这样融合了欧洲人和美洲原住民血统的人——梅斯蒂索混血儿（Mestizo）。Mestizo源自西班牙词语*mestizaje*，而这个词语在英语里是miscegenation的意思，也就是“不同种族的混血”。

为了维护他们的社会地位，西班牙人和葡萄牙人建立了一套新的等级制度。在这套制度里，纯欧洲血统的人，尤其是那些在欧洲出生的人，拥有最高的地位，而那些拥有哪怕一点点非欧洲血统的人，社会地位都要降低。在混血不可避免的情况下，这套等级制度注定是要过时的。几个世纪过后，纯欧洲血统的人在美洲国家里已经是极少数或者完全消失，要把权力集中到具有纯欧洲血统的人的手里已经是行不通的了。经过了19世纪末20世纪初大规模的国家独立运动后，混血在南美洲和中美洲已经变成了一件令人自豪的事情。在墨西哥，它更是成了这个国家国民的一个基本特征。[1]

1492年以后，到达美洲的非洲人和欧洲人在数目上旗鼓相当。据估计，一共有大约1 200万的非洲奴隶被塞到船里运往了美洲，然后在拍卖场上被出售。[2]来自西班牙、葡萄牙、法国、英国以及美国的奴隶贩子们从中牟取了暴利。这些奴隶的到来满足了美洲殖民者们对劳动力的需求，他们不仅要承担秘鲁和墨西哥的银矿开采工作，还要负责种植各种庄稼，包括甘蔗、烟草和棉花。与美洲原住民相比，非洲人对旧世界疾病的抵抗能力更强，而且由于远离故土，并分散在言语不通的人群里，他们也更容易被管理和剥削。由于缺乏文化上的认同感和参照系，非洲

奴隶们几乎无力组织反抗。他们中的大部分被卖到南美洲和加勒比地区，并在此一直工作到死。大约有5%～10%的奴隶被贩卖到了后来成为美国的区域。现今记录在案的第一批奴隶贩卖是在1526年由葡萄牙奴隶贩子开启的，从那以后，运往新世界的奴隶数目逐年增加，一直到最高的每年75 000人并一直维持到奴隶制被废除。英国殖民地在1807年废除奴隶制，美国在1808年，而巴西是在1850年。

今天，在美洲有上亿人携带有非洲血统，这些人主要集中在巴西、加勒比地区和美国。三个分化程度很高的人群，欧洲人、美洲原住民和撒哈拉以南的非洲人，从500年前开始在美洲发生混血，并一直持续到了现在。就算是在欧裔人口占大多数的美国，非裔和拉丁裔人口依然达到了总人口的1/3。几乎所有这些非裔和拉丁裔人都拥有来自不同大陆的祖先，而且这些祖先并不遥远，不会超过20代以前。一小部分欧裔美国人也携带有很长的、来自非洲或者美洲原住民祖先的基因组片段。就是这些片段，述说着小部分少数族裔个体融合进欧裔族群的传奇故事。[3]

1973年，皮尔斯·安东尼（Piers Anthony）出版了一本科幻小说《与时间赛跑》（*Race Against Time*）。在这部小说里，他对混血人群的未来进行了一番想象：发端于欧洲殖民主义的混血人群走向了一个不可避免的结果，到2300年的时候，几乎所有的人类个体都属于一个“标准”人群。[4]到了那一年，人类只剩下6个“纯种人”：一对“纯种”欧洲人、一对“纯种”非洲人，还有一对“纯种”中国人。这几个纯种人被养在人类动物园里，由养父母抚养长大，并被要求只能跟另外一个同样血统的个体结婚生子，以此维持人类最后的遗传多样性。这种濒临消失的多样性被“标准”人群视为一种无可代替的生物资源。这部小说的预设是，1492年以后的人类历史是前所未有、独一无二的同质化阶段，跨越大洋的航行把此前几千年里从未接触过的人群连接到了一起，混血也随之成为可能。

但是，这个预设是错的。革命性的基因组研究告诉我们，在人类漫长的历史中，当下的我们并不特殊。高度分化人群之间的混血已经发生过一次又一次，像欧洲人、非洲人和美洲原住民这样分化的人群也常常在历史中融合成为新的人群。在这些重大的混血事件中，常常会出现一个中心主题：社会地位较高的人群中的男性与另外一个人群中的女性相结合。

开国元勋

1787年的美国制宪会议之后不久，即将成为美国第三任总统的托马斯·杰斐逊（Thomas Jefferson）就跟他的奴隶萨莉·海明斯（Sally Hemings）开始了婚外情。杰斐逊在弗吉尼亚州拥有一个很大的种植园。弗吉尼亚州有近40%的人口是奴隶，[5]萨莉·海明斯便是其中的一位。事实上，海明斯的四位祖父母里有三位是欧洲人，只有她外婆是一位非洲奴隶。但是按照弗吉尼亚州的法律，奴隶的身份是母系遗传的。杰斐逊和海明斯在一起生育了6个孩子。[6]

有些人质疑杰斐逊和海明斯发生婚外情的可能性。他们觉得，作为美国最伟大的启蒙思想家和《美国独立宣言》的主要起草人，杰斐逊不可能私底下养着一个不合法的家庭。但是，1998年发表的一项遗传学研究发现，萨莉·海明斯最小的儿子埃斯顿·海明斯·杰斐逊（Eston Hemings Jefferson）的父系后代，跟杰斐逊的叔叔的父系后代，有着一样的Y染色体。[7]在理论上讲，也有可能是杰斐逊的某一位男性亲属跟萨莉·海明斯发生了婚外情，但是没有历史证据支持这个可能性。另外，海明斯的另一个儿子麦迪逊·海明斯（Madison Hemings），在19世纪的时候留下过一段关于杰斐逊和海明斯之间关系的可信的描述。2000年，托马斯·杰斐逊纪念基金会资助的一项研究得出结论：杰斐逊和海明斯之间的关系很有可能是真的。[8]

按照麦迪逊·海明斯的描述，他的母亲曾经有过一次机会可以恢复自由。当时她跟着杰斐逊去了法国，而在法国，奴隶制是非法的。但是，海明斯最终同意跟杰斐逊回到美国继续当奴隶，而她回美国的一个条件就是终有一天他们的孩子们可以不再当奴隶。海明斯比杰斐逊年轻30岁，当她在法国跟杰斐逊开始婚外情的时候，她大概是在14岁到16岁之间，当时她是很依赖杰斐逊的。海明斯也是杰斐逊的妻子玛莎·伦道夫（Martha Randolph）的同父异母妹妹。伦道夫的父亲跟萨莉·海明斯的母亲有着一段地下情。[9]在杰斐逊与海明斯开始他们关系的几年前，伦道夫就因为难产去世了。

历史学家们尝试着去估计，像这样子的家庭在美国有多少呢？但这种估计非常困难。跨种族的通婚关系常常是没有官方记录的，就算有官方记录，在不同的州也有不同的把孩子分类的方法。要解决这个问题，遗传学能够提供非常有效的手段。虽然现在还没有人去坟墓里采样，以获得古代非裔美国人的DNA来帮助我们确定混血人群在美国出现的时间，但是基于当下非裔美国人的遗传学研究已经为我们提供了许多新的信息。

2001年，马克·施赖弗（Mark Shriver）领导了一个项目，他为了研究南卡罗来纳州的非裔美国人，专门分析了在当今欧洲人和西非人之间频率差别极大的突变。施赖弗和他的同事们利用这些数据，来估算这些非裔美国人在几十世代以前有多大比例的血统是来自欧洲的。[10]拥有最高比例的地方是一座内陆城市，也就是南卡罗来纳州的州府哥伦比亚市，比例高达约18%。如果与美国其他州的城市相比，这个南卡罗来纳州的最高比例其实也是偏低的。在南卡罗来纳州的大西洋沿岸，包括曾经的奴隶贸易港口查尔斯顿，通过估算得到的欧洲血统占比是大约12%。施赖弗和他的同事们认为，该地区这么高比例的非洲血统占比很有可能是因为历史上不断有非洲奴隶输入。他们也发现，拥有最低欧洲血统占比的地方是在海岸边的海群岛（Sea Islands），只有大约4%，说明在这些群岛上定居下来的非洲奴隶们一直与外界保持着相对隔离的状态。对这种隔离状态最好的证明就是，这些群岛上的居民是唯一保留着自己语言的非裔美国人。他们的语言古拉语（Gullah）有着非洲语言的语法。对比Y染色体和线粒体DNA在非裔美国人和欧洲人群中的模式，我们就可以发现，非裔美国人里的欧洲血统主要来自男性欧洲人。这正是社会不平等的结果——跨种族的通婚往往发生在自由的男性和女性奴隶之间。[11]

南卡罗来纳州的模式不过是美国各州情况的缩影。来自个人血统测试公司23andMe的卡塔日娜·布莱（Katarzyna Bryc）曾经跟我合作，分析了该公司数据库里5 000多个自定义为非裔美国人的样本。我们发现，在基因组的大多数位置，欧洲来源的比例大概是27%，但是在X染色体上，欧洲来源的比例只有大约23%。[12]通过比较X染色体与其他染色体的血统来源比例，可以帮助我们理解在人群混血过程中男女行为的差异。这是因为，世界上2/3的X染色体是由女性携带，所有其他的染色体只有1/2是由女性携带。也就是说，X染色体更容易受到女性历史的影响。根据观察到的X染色体和常染色体上欧洲来源占比的差异，布莱分别估算出非裔美国人的男性祖先和女性祖先来自欧洲的比例各是多少。她发现，非裔美国人的男性祖先中，来自欧洲的比例是38%，而这个数字在女性祖先中是10%。这两个数字意味着，男性欧裔美国人对当今非裔美国人的遗传贡献是女性欧裔美国人的接近4倍。

当我把这些结果告诉社会学家奥兰多·帕特森（Orlando Patterson）的时候，他指出，非裔美国人的欧洲血统中来自男性的比例在奴隶制存在的历史阶段肯定会更高。如果该比例偏离1/2，便是我们所说的“性别偏差”（sex bias）现象。自从20世纪中期美国的民权运动以后，文化的

改变使得性别偏差也发生了颠倒，现在更多的跨种族通婚是发生在男性黑人与女性白人之间。如果我们能够获得100年前的非裔美国人遗骸，并从中提取DNA进行研究，我们有理由相信这些个体里的性别偏差肯定更偏向于欧洲男性。

这些遗传模式说明，像托马斯·杰斐逊和萨莉·海明斯这样的跨种族通婚关系，在历史上数不胜数。他们的关系为我们所熟知的主要原因是时代较近，而且有名人参与，但是我们有理由相信，像他们这样的有性别偏差的关系，其实是我们人类历史的一个中心主题。基因组革命使得我们能够测量在没有文字记载的历史时期内的性别偏差。这些新的信息将帮助我们理解，不平等的关系如何在很久以前便开始塑造我们人类了。

基因组里的“不平等”信号

对人类来说，男性与女性之间巨大的生物学差异意味着一个男性可以拥有比一个女性多得多的后代。女性需要怀胎十月，而且常常会花上数年的时间去照顾刚生下来的孩子。[13]相比较而言，男性可以到处播下他的种子，而且对每一个孩子的孕育和抚养所付出的时间和精力也非常有限。这种生物学上的差异还进一步被一些社会因素放大，例如很多社会都认为男性不应该花太多时间在孩子身上。正因为所有这些因素，从对下一代的遗传贡献的角度来讲，有权有势的男性比同样有权有势的女性有着大得多的影响。我们从遗传学数据也可以看出这一点。

男性在后代数目上的巨大差异会在基因组里留下痕迹。寻找这种痕迹可以帮助我们了解历史上社会不平等的严重程度。这种社会不平等是整体上的，不仅仅存在于男女之间，也存在于社会地位不同的同性个体之间。关于这种痕迹最显著的例子就是成吉思汗数目巨大的男系后代，成吉思汗建立的帝国统治了大片疆域。在1227年成吉思汗死后，他的继承者们，包括他自己的儿子和孙子们，进一步开拓了蒙古帝国的疆域。虽然统一的蒙古帝国很短命，但是他们的迅速崛起还是在整个欧亚大陆留下了非凡的遗传影响。[14]

2003年，克里斯托弗·泰勒 - 史密斯（Christopher Tyler-Smith）领导的一个研究项目，揭示了蒙古帝国时期少数几个有权有势的男性个体，如何成功地对今天欧亚大陆东部的十几亿人口留下巨大的影响。[15]他对Y染色体的研究表明，一位蒙古帝国时期的男性在曾经的蒙古帝国疆域里留下了好几百万的男性后代。证据就是，在曾经的蒙古帝国的疆

域里，今天有8%的男性个体都携带着一个特异的Y染色体，或者是跟它只有少数差异的Y染色体。对于一个个体产生大量后代的情况，泰勒-史密斯和他的同事起了一个专门的名称叫“星状辐射”。基于后代Y染色体所积累的遗传突变的数目，他们推断起始的Y染色体存在的时间大约是在1 300年到700年以前。这个时间刚好跟成吉思汗所在的历史时期重合，暗示着这样一个成功的Y染色体很有可能就是他的。

“星状辐射”这种状况不仅仅存在于亚洲。遗传学家丹尼尔·布拉德利（Daniel Bradley）和他的同事也发现了具有这种特殊关系结构的一类Y染色体。这些Y染色体的共同祖先生活在大概1 500年前。[16]现在有200万到300万的男性个体携带这种类型的Y染色体，它们在姓奥唐纳（O'Donnell）的个体中尤其普遍。这些个体的祖先是中世纪爱尔兰最有权势的皇室家族之一，也就是传说中的“尼尔的后代”（Descendants of Niall）。这里的尼尔指的是“九个人质的尼尔”（Niall of the Nine Hostages），根据一些记载，他是中世纪早期爱尔兰的一位具有传奇色彩的国王(60)。如果尼尔真的存在过的话，他存活的年代刚好就是这些Y染色体共同祖先存在的年代。

“星状辐射”之所以引人入胜，一个原因就是它可以跟历史上的重要人物联系起来，尽管这种联系有时候也仅仅只是一种猜想。但更重要的是，对DNA“星状辐射”的分析可以帮助我们了解在久远的历史上曾经发生过的社会结构变迁，这种历史信息很难通过其他手段收集到。正因为如此，就算没有全基因组数据，单纯对Y染色体和线粒体进行分析也能够获得非常具有建设性的信息。例如，历史学家之间一直在争论，个体英雄人物究竟在多大程度上决定了人类历史？我们知道，有些个体为之后的世代留下了不成比例的巨大影响。“星状辐射”的分析就可以为我们提供客观的信息，帮助我们了解不同历史时期权力不平等的后果。

两项分别由托马斯·吉维席尔德（Toomas Kivisild)和马克·斯托金（Mark Stoneking）领导的研究，对比了Y染色体和线粒体DNA上的“星状辐射”分析结果，发现了一个令人震惊的现象。[17]他们的研究手段是推断不同个体在男性支系（Y染色体）和女性支系（线粒体DNA）上的共同祖先所处的阶段。因为遗传突变是按照几乎恒定的速率在DNA序列上积累的，两个个体的DNA序列间差异的数目就反映了这两个序列从一个共同祖先开始分化到现在所经过的时间。

基于线粒体DNA数据，所有的研究都发现，当下某个人群中绝大多数个体之间的母系共同祖先生活在过去的1万年里的概率非常小，这个

时间段也就是世界各地发生农业革命以后（见图28a）。由于这一历史时期人口迅速增加，庞大的人口数目确实是会带来线粒体DNA上观察到的这种模式。但是基于Y染色体数据的研究却发现了令人震惊的不同的模式。在Y染色体上，许多“星状辐射”里的男性共同祖先都是生活在大约5 000年前（见图28b）。在东亚人、欧洲人、近东人和北非人里，都是如此。[18]

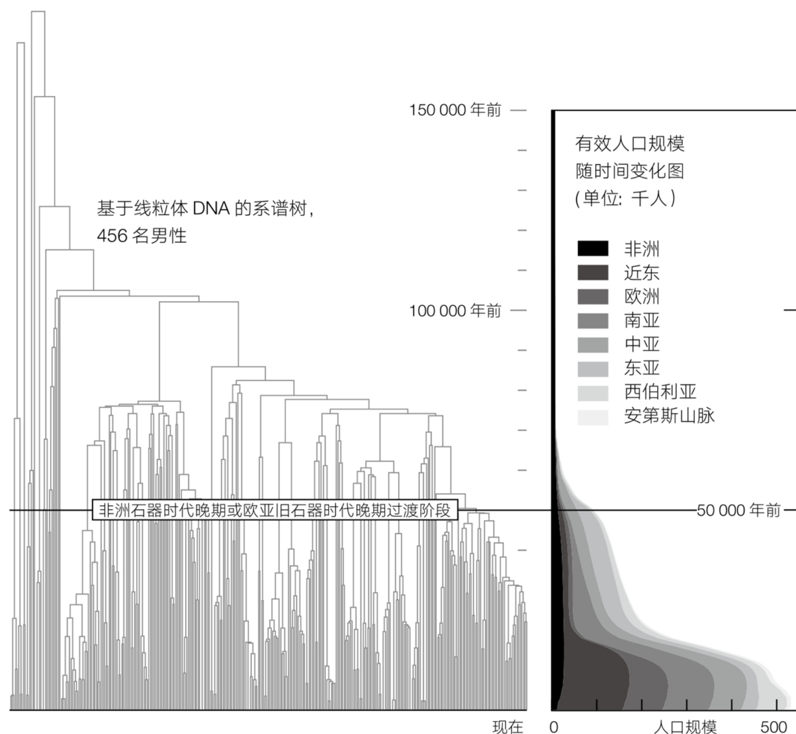


图28a　线粒体**DNA**的历史

在过去5万年里人口数目急剧增长，从基于线粒体DNA构建的系谱树中我们就可以看到这一点。在这段历史中共同祖先的数目很稀少，这意味着该时期人口的数目巨大。

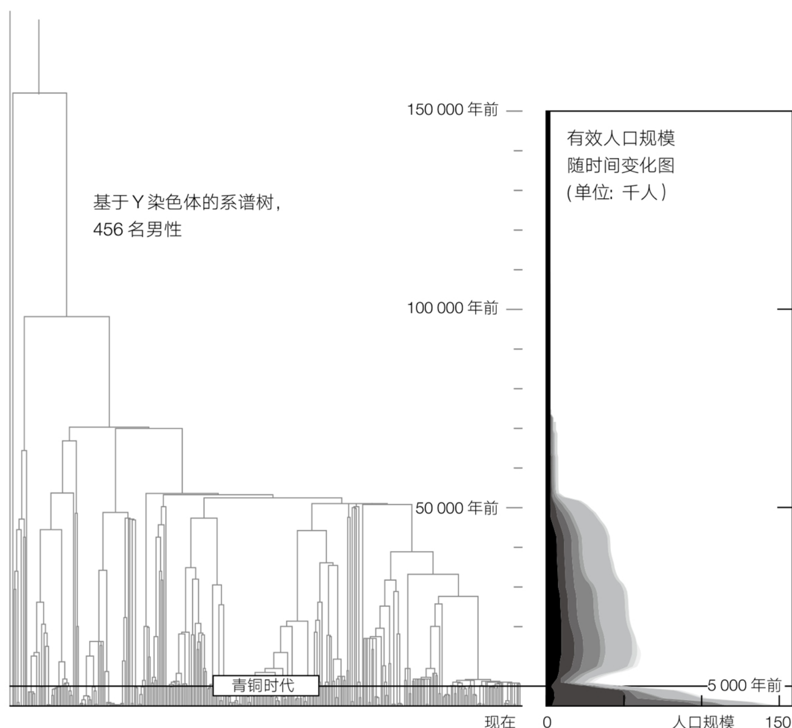


图28b　Y染色体的历史

从Y染色体的角度看，许多个体的共同祖先生活在大约5　000年前，这对应着青铜时代的开端。青铜时代是人类历史上首次出现高度社会分层的时代。在5　000年前，有一些男性个体积累了大量的财富并对后代产生了非凡的影响。

5　000年前正好就是考古学家安德鲁·谢拉特（Andrew Sherratt）所描述的欧亚的次级产品革命（Secondary Products Revolution）历史时期。在这个时期，我们的祖先发展出了许多新的利用驯养动物的方法。我们的祖先不再是仅仅食用它们的肉，还用它们来拉车和犁，生产各种奶制品和制作各种衣服的原材料，例如毛线。[19]5　000年前正好也是青铜时代的开端。在这个历史时代，我们的祖先驯化了马匹，发明了车轮和相应的交通工具，使得他们的交通能力迅速增加、生活范围迅速扩大。交通能力的增加也使得他们能够从几百甚至几千公里以外的地方获得铜和锡之类的稀有金属。这些稀有金属是制作铜器必不可少的原材料。由于这些技术的发展，社会财富也不断增加。Y染色体的遗传分析则表明，这也是社会不平等迅速增加的历史阶段。人群中少数的男性个体获得了前所未有的权力和财富，他们给后来的世代留下了超乎寻常的影响，这种影响是以前任何历史时期都没有发生过的——有些个体留下的

后代甚至比成吉思汗还多得多。

结合古DNA与考古学研究，我们开始慢慢理解这种不平等到底意味着什么。在大约5 000年前的时候，颜那亚文化在黑海和里海以北地区开始崛起。正如在本书第二部分里讨论过的，颜那亚人使用了马匹和车轮，在历史上第一次充分利用了欧亚西部开阔的大草原。[20]遗传学数据表明颜那亚人及其后代极其成功，大体上，他们往西取代了北欧的农民，往东取代了中亚的采猎者。[21]

考古学家玛丽亚·金布塔斯认为，颜那亚社会有着前所未有的性别不平等和社会分层。在颜那亚文化留下的许多巨大墓冢里，80%都是男性遗骸被安放在中心。这些遗骸常常有遭受过暴力伤害的痕迹，而且就埋葬在各种可怕的金属匕首和斧子中间。[22]金布塔斯主张颜那亚文化的到来标志着欧洲两性关系变化的开端。它也正好也对应着“老欧洲”（Old Europe）的衰落。按照金布塔斯的说法，在“老欧洲”社会里很少出现暴力冲突，而且从普遍存在的维纳斯小雕像，我们可以推断当时女性扮演着社会的中心角色。在金布塔斯重建的历史中，“老欧洲”被一个以男性为中心的社会所代替。证据不仅来自考古学研究，还来自希腊、北欧和印度的以男性为中心的神话体系。这三种文化都衍生自印欧文化，而颜那亚人很有可能就是印欧文化的传播者。[23]

我们应该小心地审视任何一种想要还原史前人类文化活动的尝试。不过，对于金布塔斯所描述的欧洲社会更替，古DNA数据已经提供了一些证据。这些证据表明，在颜那亚社会里，权力确实是集中在少数有权势的男性个体手上。颜那亚文化里男性个体所携带的Y染色体只有少数的几种类型，这意味着有几个男性异常成功地传播了他们自己的基因。相比而言，颜那亚人的线粒体DNA序列则更加多样化。[24]颜那亚人或者他们亲戚族群的后代把他们的Y染色体传播进了欧洲和印度，并且对这两个地区的人群造成了巨大而深远的影响。在青铜时代以前，颜那亚人的Y染色体在欧洲和印度都是不存在的，但在今天这两个地区的人群里，它却是最主要的Y染色体形式。[25]

颜那亚文化在欧洲和印度的扩张不可能是完全和平的。当我们对比当今西欧人[26]和印度人[27]的基因组里不同位置上草原血统所占的比例时，我们就可以清楚地发现这一点。草原血统在两个当今人群的Y染色体上所占的比例明显地高于基因组的其他位置。这种大多数男性血统都是来自草原人群的情况说明，颜那亚文化的男性个体由于拥有更大的社会或者政治权力，在竞争中获得当地配偶这一点上，要远远比当地的男性成

功。

在这方面，最惊人的例子来自伊比利亚地区，欧洲偏远的西南边陲。颜那亚文化在青铜时代的开端、4 500年到4 000年前之间扩张进入这个地区。丹尼尔·布拉德利的实验室，还有我的研究小组，都独立地对这个历史时期的遗骸进行了采样和提取古DNA的工作。[28]我们都发现，大约有30%的伊比利亚本地人群被草原人群替代了。但是，在Y染色体上发生的替代现象远远比这个更令人震惊：在我们的数据里，大约90%的男性个体携带有颜那亚人的Y染色体，这种染色体在此前的历史时期里是不存在于伊比利亚地区的。很明显，在颜那亚文化扩张的过程中，存在着非同寻常的权力上的等级和不平衡。

“星状辐射”的研究工作基本上是针对Y染色体和线粒体DNA的。那么，全基因组的分析又能增加什么新信息呢？当研究人员使用全基因组的数据去推断大多数农业人群在过去1万年里人口数目的变化时，他们发现在这一历史阶段，所有的人群都经历了人口的增长。基于Y染色体数据推断出来的在青铜时代存在过的人口瓶颈，在全基因组数据中并没有发现。[29]从全基因组数据里观察到的模式，并不是把基于线粒体DNA和Y染色体推断出来的模式简单平均后得到的结果。跟全基因组数据比较，我们可以很清楚地发现Y染色体不是基因组里具有代表性的部分，因为某些类型的Y染色体显然比其他类型更有可能被传递到后代中。

从理论上讲，一个可能的解释是自然选择。在这种情况下，一些Y染色体可以给它们的携带者带来生物学上的优势，例如提高生殖力。但是，考虑到这种遗传模式是在世界上的多个地区同时发生的，也就是说在这些地区都独立地发生了针对有益遗传突变的自然选择事件，这种极端的巧合太过于惊人以至于基本上不可能是真的。因为这一历史时期正是社会分层开始发生的时候，我认为另外一种更加可能的解释是：这个历史阶段的社会发展，使得某些男性个体能够积累极端的财富和权力，这些财势不仅使得他们能够获得大量的配偶，而且还可以传递给下一代，使得他们的男性后代有着同样的竞争优势。这种社会过程使得这些男性所携带的Y染色体在一代又一代的人中迅速增加。当我们今天重新审视人群里的各种遗传模式的时候，Y染色体的模式就像是人体上一道抢眼的伤疤，诉说着过去社会里纷繁复杂的往事。

在同一历史时期，女性个体也有可能跟男性个体一样，开始积累前所未有的财势。但这种历史事件无法从遗传学数据中推断出来，因为就算是极端成功的女性，从生物学的角度上讲也无法产生极端大数目的后

代。所以，男性角度的社会不平等所带来的遗传效应更容易被检测出来。

人群融合过程中的性别偏差

人群与人群之间的相遇有很多种方式，例如侵略、迁徙进入别人的领地、共同迁徙进入一片新的地理区域，还有贸易和文化交流。或许有可能，人群之间的融合是以平等的方式进行的，例如两个同样有实力的人群和平地迁入同一片区域。但是，现实中常常发生的却是一个群体的男性和另一个群体的女性之间的不平等的融合。在非裔美国人和颜那亚人历史上发生的事情都是这样。因为男性和女性的历史正好被记录在基因组的不同位置上，我们可以通过基因组去解读历史上的人群融合事件，去发现许久以前人群间文化交流的模式。

从基因组里可以很明显地发现很多性别偏差的例子，其中有一些是很久以前就存在的。让我们以非洲以外人群的建立作为例子。对非洲以外任何人群的遗传学分析都会发现，这些人群的祖先群体在大约5万年前的某个时间经历了一次人口瓶颈事件，也就是说，当时只有少数的个体成为当今人群的祖先。2009年，我和我实验室的一位博士后研究人员阿隆·凯南（Alon Keinan）[(61)]，对比了X染色体（我们两条性染色体中较大的那一条）和常染色体上遗传变异的模式。我们很惊讶地发现，非洲以外人群的X染色体上携带的遗传变异数目比预计的要少得多。这里的预计是根据常染色体上观察到的遗传变异数目做出的，并且假设在非洲以外人群的祖先群体的形成过程中，男性和女性是平等参与的。

我们在X染色体上实际观察到的模式非常极端，以至于它无法被“更多的男性参与到祖先群体的形成过程”这一简单的模型所解释。我们发现，可以解释实际数据的一种模型是：在非洲以外人群的祖先群体开始形成以后，不断有其他人群的男性个体加入进来。因为男性只携带一条X染色体而其他的常染色体都是两条，如果不断有男性个体迁徙加入，常染色体上的遗传变异数目就会增加得比X染色体多。所以，当我们观察今天非洲以外人群的基因组的时候，就会发现与常染色体相比，X染色体上的遗传多样性更低。[30]

在我们知道了中非俾格米采猎者人群与其周围的班图语系农业人群的交流模式以后，这种假说模型就显得更加可信了。当班图语系人群在几千年前第一次迁徙走出非洲中西部的时候，他们对遇到的原住民人群

雨林采猎者产生了巨大的影响。这种影响是显而易见的，因为当今所有的俾格米人群都使用班图语系语言，而且全都携带班图语系人群相关的血统。就算到了今天，最普遍的情况依然是班图男性与俾格米女性的结合，而他们的孩子由俾格米族群抚养。[31]一波又一波从班图人群进入俾格米人群的基因流，正是此前我和凯南主张的、非洲以外人群的共同祖先所经历过的情况。这种人类学模式的遗传学后果，就是俾格米人群里的X染色体与常染色体相比，拥有显著减少的遗传多样性。[32]由于非洲以外人群也有着同样的遗传模式，我们可以猜测很有可能他们也经历过类似的情况。

关于人群融合过程中存在性别偏差的证据越来越多、越来越普遍。在美洲的混血群体中，欧洲男性常常起着支配性的影响。这一点在当今非裔美国人的身上非常明显，但是最极端、最超乎寻常的例子却是在中美洲和南美洲的人群里，血统分析反映出那里历史上曾发生过许多类似埃尔南·科尔特斯与玛琳切的故事。安德烈斯·鲁伊斯 - 利纳雷斯（Andrés　Ruiz-Linares）和他的同事们发现，哥伦比亚的安蒂奥基亚地区的人群有94%的Y染色体是来自欧洲祖先，而大约90%的线粒体DNA来自美洲原住民祖先。[33]该地区在16世纪到19世纪之间一直保持与外界相对隔离的状态。这说明在该人群形成的历史过程中，美洲原住民的男性个体被系统地淘汰掉了。

因为几乎所有的男性血统都是来自欧洲人，而几乎所有的女性血统都是来自美洲原住民，也许有些人会直观地认为，从全基因组平均的角度讲，现在的安蒂奥基亚人群应该有一半的血统来自欧洲人，另外一半来自美洲原住民。但是实际情况并非如此。事实是，安蒂奥基亚人群大约有80%的血统来自欧洲人。[34]这种情况之所以能够发生，是因为在很长的一段时间内，有一波又一波的欧洲男性个体涌进安蒂奥基亚地区。一开始到达的欧洲男性个体与当地的美洲原住民女性个体发生通婚，之后到来的欧洲男性个体又跟当地的女性通婚。随着不断有新的欧洲男性个体进入该地区，当地人群基因组上各个位置的欧洲血统比例逐渐增加。唯一的例外就是线粒体DNA，因为它完全是由母系遗传的，不断到来的欧洲男性并没有带来任何新的线粒体DNA。

人群融合过程中发生的严重的性别不平等现象，也发生在4　000年到2　000年前印度人群形成的过程中。[35]在本书的第二部分我们已经讨论过，印度有着非常严格的同族结婚的传统，社会地位较高的族群一般拥有更多的欧亚西部人相关的血统。[36]这种血统有着非常明显的性别偏

差：线粒体DNA绝大多数都是当地起源，而很大一部分Y染色体则是来自欧亚西部人。[37]这种模式说明，在历史上携带有欧亚西部人血统的男性个体很有可能处在等级制度的较高位置，他们有时候会跟等级较低的女性个体通婚。正是这两个社会地位不平等的人群的融合形成了当今的印度人群。

DNA在有些时候也会给我带来意想不到的发现。接下来我将分享另一个人群融合过程中两性偏差的情况。当今几乎所有的太平洋岛屿人群都携带有一部分来自东亚大陆的血统。正如我在本书第二部分中已经讨论过的，带来这种血统的人群最早从台湾岛出发，他们发明了远程航行的技术，并且利用这种技术向外传播他们的人口、语言和基因。但是另一方面，几乎所有的太平洋岛屿人群也都携带有跟新几内亚岛的原住民采猎者相关的巴布亚人血统。出人意料的是，与我们经常见到的扩张人群的男性跟当地女性通婚的情况相反，基于线粒体DNA和Y染色体的研究结果表明，当今太平洋岛屿人群的东亚血统主要来自东亚女性祖先，而不是男性。[38]

关于这种特殊的模式，有人提出一个解释：在早期的太平洋岛屿社会里，家产是通过女性支系往下传递的，而男性常常会背井离乡去到新的岛屿上。[39]但这不一定是唯一可能的解释。正如我在本书第二部分中所描述过的，我的实验室发现，首批到达太平洋岛屿的人群几乎没有携带巴布亚人相关的血统。[40]后来从西往东迁徙而来的人群是东亚大陆人与巴布亚人的混血后代，是他们把巴布亚人相关的血统带到了遥远的太平洋岛屿上。如果这些后来到达人群里的男性跟当地男性相比，具有更高的社会地位，就有可能造成后到达的携带巴布亚血统的男性更加普遍地跟当地拥有东亚血统的女性通婚的情况。

太平洋岛屿人群的例子说明，我们不能简单地认为关于性别不平等的遗传学分析一定会支持我们从人类学角度得到的推断和预设。既然遗传学革命已经到来，并带来了推翻经典假说和长期以来的主导理论的骇人威力，我们应该放弃希望遗传学研究为已有假说提供证据的心态，在研究人类历史问题的时候不要带有太强的预设。为了真正理解“我们是谁”，我们应该抱着一种谦虚和开放的心态去研究人类历史，应该随时做好准备，在冰冷的事实面前改变自己原有的想法。

社会不平等的遗传学研究前景

当下，我们在研究人类历史上的性别偏差问题时所使用的遗传学数据分析方法还非常原始，原始得让人有点泄气。绝大多数我们已经得到的关于性别偏差的发现都只是基于基因组的两个部分，Y染色体和线粒体DNA。它们仅仅是我们巨大基因组里的极小的两个部分，记录了我们庞大家系图里的一小部分信息。如果我们想了解1万年以前的性别偏差，那么仅仅使用基因组的这两个小部分是行不通的。在那个历史深度上，所有现代人的线粒体DNA或者Y染色体都只有很少数的几个祖先个体。这些男性和女性祖先个体的数目太少，以至于无法进行任何关于性别偏差的精确统计学分析。

在不久的将来，对于人群融合过程中性别偏差的研究会充分地利用全基因组数据的威力。通过在全基因组层次的探索，我们可以将记录在X染色体上的、几千个独立的系谱图与记录在基因组其他位置上的、几万个独立的系谱图做对比。对比X染色体与基因组其他位置[62]上遗传变异的模式，在理论上可以大大提高统计学分析的精确度。在当下的实际应用上，虽然这类研究已经为我们提供了不少有用的信息，但是它们在统计上的精确性却很让人失望。造成这种困难的原因之一就是自然选择。自然选择的存在使得我们对遗传学数据的解读更加困难，而且由于自然选择对X染色体的影响更大，这使得我们的解读更是难上加难。

历史上许多重大的人群融合事件很有可能都有性别偏差的情况存在，例如欧洲草原游牧者与农民的混血，还有更久远的尼安德特人、丹尼索瓦人与现代人祖先的混血，但是通过现在的研究方法去对比X染色体与其他染色体上不同人群的血统比例，我们还无法做出可靠的判断。[41]这很令人失望，但好消息是，我们现在遇到的基本上只是一个技术问题，现有的统计学方法无法从数据里准确地推断出性别偏差。在接下来的几年里，新方法的诞生将会帮助我们把“拿X染色体与其他染色体相比较”这个研究方法的威力完全释放出来。有了这些新的改进的方法，再加上来自历史上人群融合时期的个体的古DNA，我希望我们可以获得人类不同历史时期的社会不平等的状况。

社会不平等不仅存在于男女之间，也存在于权力不同的同性个体之间——这件事情自古就存在的遗传学证据让人警醒，尤其是想到我们当今的社会里依然不可否认地存在着不平等的时候。可能有人会回应说，社会不平等本来就是人性的一部分，所以我们应该接受它。但是我觉得恰恰相反。不屈不挠地与人性中的“恶”展开斗争，反抗那些写进了我们天性里的社会风俗和行为习惯，正是我们人之所以为人、彰显我们人性

光辉的行为之一。它也是人类历史上取得各项胜利和成就的重要原因。关于社会不平等自古就存在的证据，应该激励我们用更成熟和更精微的方式去对待今天的社会不平等，也警醒着我们从自身出发让社会变得更美好一点。

11

基因组中的种族和身份

第三部分

存在“生物学种族”吗

当我在2003年开始第一份学术工作的时候，我把学术生涯押在了这样一个想法上：通过研究西非人与欧洲人在美洲的人群融合历史，我们可以找到影响不同人群之间健康差异的风险因素。对一些疾病，不同的人群有不同的患病风险。以前列腺癌为例，非裔美国人患病的风险是欧裔美国人的1.7倍。[1]饮食或者环境上的差别都无法解释不同人群之间不同的前列腺癌发病率，这意味着遗传因素很有可能发挥着重要的作用。

当今的非裔美国人有大约80%的血统来自16世纪到19世纪被贩卖到北美的非洲奴隶。只要有较大的样本，在非裔美国人的基因组里的每一个位置上，非洲血统占比应该是接近全基因组的平均占比的（这个非洲血统占比指的是，非裔美国人的约500年前的祖先里有多大比例是来自西非）。但是，如果前列腺癌的遗传致病突变在西非人里比在欧洲人里更加常见，那么在患前列腺癌的非裔美国人的基因组里，在相应的位置就应该携带有更多的非洲血统。这个想法可以帮助我们找到这些导致前列腺癌的遗传致病突变。

为了实现这种类型的研究，我建立了一个分子生物学实验室，开始寻找在西非人和欧洲人里频率有差别的遗传突变。我和同事利用这些遗传突变，发展了新的统计学方法，并以此判断非裔美国人的基因组里哪些片段来自西非祖先、哪些来自欧洲祖先。[2]为了证明这些方法确实行之有效，我们把它们应用到许多性状上，包括前列腺癌、子宫肌瘤、晚期肾脏疾病、多发性硬化症、低白血球症和2型糖尿病等。

2006年，我和同事把我们的方法应用到了1 597位罹患前列腺癌的非裔美国男性身上。我们发现了基因组里的一个区域，该区域所携带的非洲血统比其他区域的平均值要高大约2.8%。[3]如果这是个随机现象，能够观察到这么大幅度的血统增加的概率只有千万分之一。当我们仔细研究了这个区域以后，我们发现，该区域至少携带有7个独立的导致前列腺癌的致病突变。这些突变都是在西非人里比在欧洲人里更常见。[4]另外，在这个小基因组区域里，如果非裔美国人携带欧洲血统，那么他跟普通欧裔美国人的前列腺癌发病率就是一样的。[5]综合以上结果，我们的发现可以完全解释，为什么非裔美国人比欧裔美国人有着更高的前列腺癌发病率。

2008年，在一个主题为“美国各族裔之间的健康差异”的学术会议

上，我报告了我们关于前列腺癌的发现。在报告中，我尝试着去传达我对这种科学方法的激动和兴奋，以及我对它能够帮助我们寻找其他疾病的遗传致病因素的信心。但是，在报告结束后，我却遭到了观众里的一位人类学家狠狠的质问。她认为，当我在使用“西非人”和“欧洲人”的DNA片段去研究人群之间的差异的时候，我其实是在暗地里支持种族主义。她的质问得到了其他几个观众的支持。而我在其他的会议上也受到过这样的质疑，一位听过我类似报告的法律伦理学家建议我把非裔美国人的祖先称呼为“甲簇”和“乙簇”。但我的回答是，这是掩盖人群历史模型的不诚实行为，正是此类模型推动了这项研究。所有我研究过的数据，以及这些数据的方方面面，都支持这个人群历史模型的科学可靠性。我们的方法可以准确地判断，基因组里每一个片段的祖先在20个世代以前是生活在西非还是欧洲。这个时间段正好是在殖民主义和奴隶贸易开始之前。很清楚，我们的方法能够发现在不同人群里频率不一样的致病遗传因素，它可以进一步帮助我们发现新的治疗方法，帮助我们改善人类健康和减少人群之间的健康差异。

质问我的这些学者并不是什么特别偏激的人，他们表达的其实是一种主流的观点：探索人群之间生物学差异的研究工作有可能会带来不好的社会影响。1942年，阿什利·蒙塔古（Ashley Montagu）出版了一本书《种族：人类最危险的神话》（*Man's Most Dangerous Myth: The Fallacy of Race*）。他在这本书里主张种族是一个社会学概念，并没有生物学的支持。这也成为从此以后人类学家和许多生物学家讨论相关问题时的标准说法。[6]一个被经常使用的经典例子就是各个国家和地区关于“黑人”的不同定义。在美国，只要携带一小部分撒哈拉以南非洲人的血统，哪怕这些人的肤色其实很白，他们也会被称为“黑人”。在英国，“黑人”一般指那些拥有撒哈拉以南非洲人血统和同时拥有深色肤色的人。在巴西，“黑人”的定义又不一样了：只有全部血统来自非洲的个体才叫作“黑人”。如果像“黑人”这样的概念在不同的社会里都有不同的定义，那么这些概念又怎么可能会有生物学的意义呢？

从1972年开始，遗传学的主张也渐渐出现，它们认同此前人类学家所主张的观点：人群之间不存在显著的生物学差异。在那一年，理查德·列万廷（Richard Lewontin）发表了关于血液里蛋白类型差异的研究结果。[7]他把他的研究样本分成7个“种族”：欧亚西部人、非洲人、东亚人、南亚人、美洲原住民、太平洋岛人，还有澳大利亚原住民。他发现，蛋白类型的总体差异有85%可以被人群或者“种族”内部的差异所解释，而只有15%是由于“种族”之间的差异。他的结论是：“种族和人群之

间有着非凡的相似性，生物性状的差异主要是发生在个体之间。把人按照种族去分类的做法不仅没有社会价值，也会破坏人与人之间的社会关系。这种种族分类的做法现在看来也基本没有遗传学或者分类学上的显著性，我们没有理由继续使用这种做法。”

就这样，在人类学家和遗传学家的合作之下，一个共识形成了：人群之间的差异并不足以支持“生物学种族”这种概念。列万廷的研究结果很清楚地表明，对于绝大多数的人类性状来说，不同人群之间都有着非常大的相似性，没有任何一个单独的性状可以让我们把人区分成一些人所认为的“生物学种族”。

但是，这个许多人类学家和遗传学家的共识，在没有经过多少审视的情况之下，就演变成了一种正统观念，认为人群之间的生物学差异小到了完全可以被忽略，而且，因为这个话题充满争议，我们应该避免去研究人群之间的生物学差异。正因为如此，我们也就可以理解为什么有一些人类学家和社会学家会认为这一类生物学研究，不管是否出于好意，都是不合时宜的。他们害怕这种对人群差异的探索会被用来佐证本该被抛弃的“种族”概念。他们担心这种研究会引发滑坡效应，重蹈覆辙，蜕变成历史上各种臭名昭著的伪科学。

这种担忧是如此的严重，以至于政治学家杰奎琳·史蒂文斯（Jacqueline Stevens）建议我们应该禁止一切关于人群间生物学差异的研究，甚至应该禁止在邮件里谈论这个话题。她主张，美国政府“应该发布管理条例，禁止它的员工以及它资助的研究人员以任何形式——不管是内部文件还是对其他研究的引用——发表与种族、民族、国籍或者其他任何人群分类相关的遗传学主张，除非群体间的差异有着统计学上的显著意义，而且报道这种差异能够带来明显的公共卫生方面的好处。政府还必须设立专门的委员会来审理和批准这些主张”。[8]

描述血统的语言

无论喜欢与否，我们都无法阻止基因组革命的进行。它带来的科学发现已经颠覆了过去半个世纪里所建立起来的正统学说，因为这些发现提供了冰冷的证据，证明人群之间确实存在着显著的差别。

基因组革命与人类学正统学说的第一次主要交锋发生在2002年。那时候，马克·费尔德曼（Marc Feldman）和同事发现，只要考虑基因组里足够多的位置（他们当时分析了377个遗传变异位点），就可以把全

世界的人聚类成几个簇，这几个簇跟在美国很常用的种族分类有着非常强的对应关系：例如“非洲人”、“欧洲人”、“东亚人”、“大洋洲人”，或者“美洲原住民”。[9]虽然费尔德曼的结论跟列万廷的大体上一致，都认为人群内部个体间的差异比人群之间的差异更大，但是费尔德曼使用了多个遗传变异的组合来完成人群的聚类，而列万廷当时尝试的是利用单个遗传变异。

对于费尔德曼的主张，许多科学家很快就做出了回应。其中就包括斯万特·帕博，也就是8年以后带领完成尼安德特人和丹尼索瓦人的全基因组测序工作的科学家。帕博是以马克斯·普朗克演化人类学研究所的建所所长身份参与到辩论里来的，这是一场关于人类群体结构的性质的辩论。

作为德国一个雄心勃勃的人类学研究所的所长，帕博非常严肃地履行自己的道德义务。他想知道人类群体结构的真实情况是否更像是人类学家弗兰克·利文斯顿（Frank Livingston）所说的那样：“没有种族，只有渐变群。”这种观点认为，人类的遗传差异模式主要表现为在地理上逐渐变化的梯度，这种梯度是由临近群体间的混血造成的。[10]为了验证这种可能性，帕博重新分析了费尔德曼的数据。他猜想，费尔德曼之所以能够得到界限清楚的聚类结果，是因为他所分析的人群是通过不随机的方式从世界各地获得的。

为什么不随机的取样会导致界限清楚的聚类结果呢？让我们以美国的人群为例来解释这种情况。美国人群有着非凡的多样性，但是美国不同人群之间，例如非裔美国人、欧裔美国人和东亚裔美国人之间的遗传不连续性非常明显，比非洲、欧洲和东亚当地人群之间的界限更加明显。这是因为，这些美国人群只是来自世界上的少数几个地方。例如，大多数非裔美国人的祖先都可以追溯到西非的少数几个族群，[11]大多数的欧洲血统则主要来自西北欧，而大多数的亚洲血统则来自东北亚。帕博证明这种不随机的取样方式，确实能够在一定程度上解释费尔德曼及其同事所观察到的模式。但是，后续的工作也证明，不随机取样并不能解释绝大部分观察到的人群结构。就算是使用在地理上更均匀分布的样本，我们也还是能够很明显地观察到人群的聚类。[12]

2003年，尼尔·里施（Neil Risch）发表的一篇文章又激起了一波激烈的争论。在这篇文章里，里施认为人群分类在医学研究中是有用的，不仅是因为这种分类可以帮助我们在做统计分析的时候控制社会经济学和文化上的差异，而且是因为人群分类跟遗传差异有对应关系，这些差

异可以帮助我们诊断和治疗疾病。[13]里施提出这种主张的主要依据是，有一些性状在人群之间存在着明显的差异。以镰状细胞贫血症为例，这种疾病在非裔美国人里的发病率比美国的任何其他人群都要高。里施认为，当一个医生在为非裔美国人提供医疗服务时，多考虑一些镰状细胞贫血症的可能性是合理的。

美国食品药品监督管理局在2005年为这种主张提供了实际的支持，它在这一年批准了药物拜迪尔（BiDil）在非裔心脏衰竭病人中使用。拜迪尔实际上是两种药物组合成的复方药剂，研究发现它在非裔美国人里比在欧裔美国人里有着更为明显的疗效。但是另一方面，大卫·戈尔茨坦也表明，现有的美国种族分类在预测生物学性状方面作用非常微弱，没有长久的使用价值。[14]他和同事发现，那些决定对药物是否有危险反应的遗传变异，在美国的种族分类之间并没有特别大的频率差异。他同意，在我们的认识水平还不够的当下，继续使用这些种族和群体分类还是有用处的。但是他也预测，在未来，我们会直接检测每一个个体所携带的遗传突变，然后根据这些突变来决定用药。我们以后完全没有必要再使用种族分类来做医疗方面的决定。

在这种争议的大背景之下涌现了一批新的研究工作，这其中就包括我自己的。这些研究工作致力于发展新的方法，不仅追踪每一个个体，而且还要追踪基因组里每一个片段的起源。人类学家杜安娜·富威利（Duana Fullwiley）曾写道，这些她口中的“混血技术”（admixture technology）的发展，以及像我这样的遗传学家们对“血统”相关词汇的使用，意味着传统的“生物学种族”概念死灰复燃。[15]她指出，我们遗传学家使用的这些“血统”相关词汇跟美国传统的种族分类之间有着比较明显的对应关系。她认为群体遗传学的学者们不过是创造了一套新的委婉的语言来讨论一些原本已经成为禁忌的话题。有趣的是，处于政治谱系另一端的学者们同样也认为我们只是使用了一些委婉的说法。在2010年我参加的一次冷泉港实验室(63)的会议上，新闻记者尼古拉斯·韦德（Nicholas Wade）表示，他非常憎恨群体遗传学家们所使用的这一套“血统”语言，因为他认为“种族本身就是一个没有任何问题的英语词汇”。

但是，“血统”不是一种委婉的说法，它也不是“种族”的同义词。相反，该词汇诞生于新的技术发展和科学发现：在终于能够检测到人与人之间的遗传差异之后，我们迫切地需要新的词汇去精确地描述这些新发现。现在我们已经有无可辩驳的证据证明，有多个性状在人群之间存在

着不可忽视的遗传差异，但是传统的种族词汇要么不够精确，要么携带有太多的历史包袱，所以我们不得不创造新的语言。如果继续使用传统的词汇，那我们将不可避免地陷入一场无休止的争论，而且双方立场都是站不住脚的。争论的一方对人群之间的差异抱着偏激且没有现实依据的看法。争论的另外一方则认为人群之间的任何生物学差异都是微不足道的、从社会政策的角度考虑是可以被忽略或者被掩盖的。我们现在是时候抛弃这种虚假的二分法了，它只会让我们裹步不前。我们应该不抱偏见地倾听基因组想要告诉我们的事实。

真实的生物学差异

有许多人担忧，关于人群之间存在着差异的遗传学发现有可能被用来合理化种族主义，对此我表示深深的理解。但也正是因为这一份理解，我非常担心这些人否认人群之间存在差异的做法，反而会把他们自己逼到一个站不住脚的位置上。在接下来的科学事实面前，他们很快就会在这个位置上败下阵来。在过去的几十年里，大多数群体遗传学家都努力避免跟正统学说发生冲突。每当被问及人群之间是否存在生物学差异时，我们常常是含糊其词，学着理查德·列万廷的做法，说出一些满是数字的解释，例如，任何一个人群内部的个体之间的平均差异是不同人群之间平均差异的大约6倍。我们会指出，虽然有一些性状在不同人群之间有着明显的差异，例如肤色，但是导致这些差异的遗传突变是极其不常见的，如果我们观察基因组里的大多数遗传变异，它们的频率差异一般都是极小的。[16]这些说法都没有错，但是它们精心地掩盖了一些生物学性状在人群之间确实存在着显著差异的可能性。

在过去的几十年里，遗传学家一直跟人类学家协力合作，主张人群之间的差异微小得可以忽略不计，但是这种合作已经不可能再继续下去了。如果想知道为什么，我们只需要看看那些知名的“基因组学博主”的博客。自从基因组革命开始以后，网络上就活跃着各种关于人类遗传学差异的讨论，有一些博主甚至还成为分析公共数据的能手。跟大多数学术界的学者相比，基因组学博主在政治上属于右翼。拉吉布·可汗（Razib Khan）[17]和迪纳克·庞迪克斯（Dienekes Pontikos）[18]经常发表博文，推广最新科学研究所发现的人群之间存在显著差异的性状，例如外貌和运动能力。一个名为欧洲基因（Eurogenes）的博客经常发表一些触及敏感话题的博文，有时候甚至会吸引上千读者评论和回复。这些敏感话题就包括，是哪一个古代人群传播了印欧语系？[19]正如我们在本

书第二部分讨论过的，这是一个非常敏感的话题。关于印欧语系的扩张有着不同的传说，有些国家的民族神话正源于此，[20]而有时候这些传说也被滥用，例如发生在纳粹德国的事情。[21]基因组学博主们认为，当学术界在谈论人群间的生物学差异的时候，许多学者并没有遵从科学该有的追求真理的精神。对学术界的不满在一定程度上也催生了他们的政治信念。基因组学博主常常以揭露学者们的自相矛盾之处为乐，指出他们的说法没有真实反映他们自己所发表的文章中的科学发现。

那么，我们现在知道的、真实的生物学差异有哪些呢？我们无法否认在人群之间存在着显著的平均遗传差异，这种差异不仅仅存在于我们的肤色上，还包括我们的体型、代谢淀粉和乳糖的能力、在高海拔呼吸生存的能力，还有对某些疾病的易感性。而这些发现还仅仅是开始。我估计未来将发现多得多的在人群之间存在着差异的性状，我们现在之所以还没有发现，主要原因是现有的研究还欠缺足够强大的统计学工具。对于绝大多数的性状，正如列万廷所说，更多的差异是发生在群体内部而不是群体之间。这意味着，对于绝大多数的性状，每一个群体里都会存在一些个体有极端高或者极端低的数值。但这并不排除这些性状在人群之间存在着更微小但却显著的平均差异。

无论从哪个角度看，传统的正统观念都很明显站不住脚。2016年，我参加了哈佛大学皮博迪考古学与人类学博物馆的一个讲座。该讲座的主题是“种族与遗传学”，由生物学家小约瑟夫·格雷夫斯（Joseph L. Graves Jr.）主讲。在讲座中，格雷夫斯对比了控制肤色的5个遗传突变和参与大脑活动的上万个遗传突变。每一个控制肤色的遗传突变对性状都有比较大的效应，而且这些突变在不同人群之间的频率差异很大。格雷夫斯推断，与控制肤色的遗传突变相比，控制大脑活动的遗传突变每一个都只有很小的效应，而且由于数目众多，一些突变从一个方向上改变认知和行为相关的性状，另外的突变就会从相反的方向上改变，综合起来它们的效应就会相互抵消。

但是，格雷夫斯的这种推断并不成立。理论上，只要自然选择发挥作用，不同的人群在分离之后受到不同的选择压力，那么无论是只受少数遗传突变控制的性状，还是受许多突变控制的性状，都有可能在人群之间发展出显著的平均差异。现实观察到的情况也确实如此。我们已经知道，受许多突变控制的性状（与认知和行为相关的性状很有可能属于这一类）和只受少数突变控制的性状（例如肤色），同样都是自然选择的重要对象。[22]对于受许多突变控制的性状，我们当下拥有的最好例子

就是身高。对几十万人的样本研究已经表明，身高是由基因组内上千个变异位点控制的。在2012年，乔尔·赫希霍恩（Joel Hirschhorn）领导的一项研究表明，作用在这些变异位点上的自然选择压力，导致了当今南欧人的平均身高比北欧人的要矮。[23]身高并不是唯一的例子。乔纳森·普里查德（Jonathan Pritchard）领导的一项研究发现，在过去的大约2000年时间里，跟许多其他性状相关的遗传位点在英国地区也受到了自然选择。这些自然选择使得婴儿的头围和女性的臀围都慢慢增大，女性臀围的增大有可能是为了适应逐渐增大的婴儿头围，使得分娩更加顺利。[24]

我们总倾向于认为体型是一回事，它确实有可能受到了遗传因素的控制，但与认知和行为相关的性状则是另外一回事，它们是特殊的。但是事实并非如此，现有的研究已经揭示这些性状在遗传基础上是类似的。在有关疾病的遗传学研究中，参与者会填写表格提供他们的身高、体重和教育程度等信息。这些信息为我们研究教育程度的遗传基础提供了便利。丹尼尔·本杰明（Daniel Benjamin）及其同事从多项疾病研究中，收集了超过40万欧洲人的教育程度以及基因组信息。他们利用这些信息，找到了74个在教育程度高的人里更常见的遗传变异位点。这种相关关系有着非常强烈的统计学证据，而且也将可能的干扰因素考虑在内了，例如来自不同人群的样本之间的异质性。[25]本杰明和同事还发现，利用遗传信息去预测一个人的教育程度并不是完全不可能，尽管在这个性状上社会因素的影响肯定比遗传因素大。他们进一步展示了这种方法的威力：在他们的研究对象欧洲人里，基于遗传信息的预测模型可以预测出每一个人达到高教育程度的可能性。对这个模型的验证发现，在前5%的有很高可能性达到高教育程度的人里，有96%的人确实完成了超过12年的教育。而在可能性最低的后5%的人里，事实上也只有37%的人完成了超过12年的教育。[26]

这些遗传变异位点是如何影响到教育程度的呢？最简单的猜想可能是，这些位点对学习能力有着直接的影响。但这种猜测很有可能是错的。有一个项目对超过10万冰岛人研究之后发现，这些遗传突变在晚育的母亲里更为常见，而且它们对晚育比对教育程度的影响大得多。所以，这些遗传突变对教育程度的影响很有可能是间接的，它们让携带者推迟生育，从而也使得她们有更多的时间去完成学业。[27]这个例子也说明，当我们发现某种遗传差异与行为有关系的时候，它们实际的作用机制可能并不是我们直觉想象的那么简单。

根据迄今为止的研究结果，与教育程度相关的遗传突变在不同人群里的频率并没有系统性的差异。但是一个令人深省的发现是，在冰岛，根据遗传信息预测的教育程度在老一代人里平均要比年青一代的高。[28]冰岛研究项目的主要负责人奥古斯丁·空（Augustine Kong）阐明，这种现象是因为在过去的一个世纪里，自然选择逐渐淘汰了那些预测教育程度高的人，因为他们推迟了生育的时间。基于这个发现，既然自然选择能够在一个世纪的时间里，让一个人群中控制教育程度的遗传基础发生系统性的变化，那么我猜想，这些遗传突变，以及它们所控制的性状，在不同的人群之间存在着系统性的差异也是非常有可能的。

现在我们还不知道，那些在欧洲人群里影响教育程度的遗传变异到了欧洲以外的人群里，是否同样也会影响教育程度。既然这些变异能够在一个人群里影响行为，那么我觉得很有可能，它们在其他的人群里应该也有类似的效应，尽管具体效应的大小会因为社会系统的不同而不同。我们对教育程度的遗传学发现很有可能只是冰山一角。在本杰明的研究以后，有越来越多的研究项目发现了控制各种行为性状的遗传因素。[29]其中有一项对7万多人的研究找到了20多个基因的遗传变异，这些变异能够有效地预测一个人在多种智力测试上的成绩。[30]

对于那些想要否认人群之间存在着生物学差异的人来说，他们最自然的辩护手段可能就是主张：就算这些生物学差异存在，它们也是微小的，不会造成人群之间在能力和行为倾向上的显著差异。这种主张认为，人群之间分开的时间很短，根本不足以让认知和行为这些复杂的性状发生巨大的变化，就算真的有差异，这些差异肯定也是微小得可以忽略不计。这在一定程度上也反映了当初列万廷的主张：人群之间的平均遗传差异远远小于个体之间的平均遗传差异。但问题是，这种主张也站不住脚。非洲以外人群之间分开的时间大约有5万年，而撒哈拉以南非洲的一些人群之间分开的时间则有20万年以上。这些时间从人类演化的尺度上讲并不是可以忽略不计的。如果对身高和婴儿头围的自然选择能够在过去的几千年里发生作用，[31]那么认为与认知和行为相关的性状不可能在人群间存在平均性差异的想法，看起来赢面并不大。

就算我们现在还不知道有差异的具体性状是什么或者差异有多大，我们也应该让科学和社会做好面对和处理这种差异的准备，而不是自欺欺人，假装这些差异不可能被发现。保持沉默、向公众和同事暗示人群之间不可能存在差异的做法，作为科学家的我们已经无法继续这样做了。事实上，这种传统的策略后患无穷。如果我们这些科学家依然固执

地置身事外，不愿意为讨论人群的差异提供一个理性的框架，那我们就相当于为伪科学留出了一片真空地带。这可不是我们愿意看到的结果，这个结果，比我们敞开讨论人群差异的各种可能性所带来的结果要坏得多。

来自基因组革命的独到见解

传统的社会学种族类别是否对应着有意义的生物学分类？与第一代面对这个问题的群体遗传学家和人类学家相比我们是幸运的，因为基因组革命已经为我们提供了许多前所未有的新认识。在解答这个问题上，基因组革命所带来的数据有可能将我们从老套的争论框架里解放出来，为新的认知进展提供机会。

一直到2012年，把遗传学数据解读为指向一成不变的人群类别，还是一种貌似合理的做法。人们认为这些类别，例如东亚人、高加索人、西非人、美洲原住民和澳大拉西亚人，在过去上万年的时间里相互隔离、没有发生过混血。上文提到的马克·费尔德曼2002年领导的那一项研究，发现了与这些类别有着较好对应关系的聚类结果，而且他们提出的模型似乎确实能够解释世界上很多地区的遗传多态性（当然有一些例外）。[32]在其他的论文里，费尔德曼和同事们提出了一个模型来解释这些人群之间的结构是如何产生的。他们提出的想法是：在不早于5万年前，现代人祖先走出非洲和近东，沿途各地都留下了后代人群，这些后代人群又进一步衍生出他们自己的后代人群，而当今各个地区的居民都是直接衍生自历史上第一次到达当地的祖先人群。[33]他们的这个“系列奠基者”（serial founder）模型，与17世纪到20世纪的生物学种族理论家提出来的相比，要高级、复杂得多，但这些模型都有一个共同点——它们都假设，人群一旦建立，之间就不再发生混血。

但是古DNA带来的发现已经使得“系列奠基者”模型站不住脚了。我们现在知道，时移世易，当今的人群结构并不能反映几千或者几万年前的人群结构。[34]当今世界上的人群是历史上高度分化的人群相互混血的产物，而历史上的人群已经不再以“纯种”的形式存在了。例如，历史上的古代欧亚北部人为当今的欧洲人和美洲原住民都贡献了大量血统，但他们自己已经不复存在了。[35]再例如，历史上近东存在过多个古老的人群，他们相互之间的分化程度就如同今天的欧洲人和东亚人。[36]今天的绝大多数人群都不是完全衍生自当地1万年前的人群。

人群结构的性质跟我们原先假设的并不一样。对于那些认为人群结构的真正性质对应着传统的刻板种族分类的人来说，这个发现就是一个警告。正因为以前我们对于早期人类起源的认识并不准确，古DNA革命才为我们带来了排山倒海似的惊喜，因此面对我们关于人群间生物学差异的本能想法，我们应该抱着一种怀疑的态度。现在，我们还没有足够大的样本量来对大多数与认知和行为相关性状进行令人信服的研究，但是这类研究的技术本身已经成熟了。这种高质量的研究一旦实现，它们发现的任何遗传关联都是我们无法否认的。而且，不管我们喜不喜欢，在这世界上的某个地方一定会有人开展此类研究。当这些研究发表的时候，我们必须做好面对它们的准备，并以负责任的态度对它们做出回应。现在我们已经可以很肯定，这类研究的某些结果会让我们惊讶。

不幸的是，当今有新的一群作家和学者，他们不仅主张人群间存在着平均的遗传学差异，而且还认为他们可以根据传统的、老套的种族分类来推测这些差异。

《纽约时报》记者尼古拉斯·韦德便是这群作家学者中的一位，他在最近提出了一个引人注意的主张，认为关于人群之间差异的传统的刻板印象是有其遗传基础的。2014年，他出版了一本书《天生的烦恼：基因、种族与人类历史》（*A Troublesome Inheritance: Genes, Race and Human History*）。[37]韦德的所有书都有一个不变的主题：学术界倾向于集结成派以推崇正统的观念，但这些观念常常被少数敢于说真话的反叛者所推翻。他曾就科学不端行为写过报道，也曾把人类基因组计划描述成浪费纳税人金钱的庞大机构，他还曾抨击全基因组关联分析在帮助我们寻找致病突变方面没什么价值。韦德的《天生的烦恼》一书又是老调重弹。他暗示人类学家和遗传学家已经集结成了一个政治正确的联盟并打压真理，而他所谓的真理就是，人群之间存在着显著的差异而且这些差异正对应着传统的刻板印象。

韦德提出的主张有一部分确实有道理，他正确地指出了学术界企图树立一个不可信的正统观念的错误做法。但是他所提出的反对性“真理”却是没有科学基础、也没有社会价值的。韦德的书把具有说服力的内容跟完全假想的内容糅合到了一起，而且使用了同样的权威语调，使得一些外行的读者在接受那些可靠内容的同时也不自觉地接受了其他的部分。与韦德此前的书相比，在那些书里敢于说出真理的少数反叛者都是有创造力、有成就的学者，这本新书的另一个更大的问题是，韦德没有说出任何一个支持他的猜想的严肃遗传学学者。[38]通过支持那些反抗错

误正统观念的人，韦德错误地暗示了这些人的替代性理论肯定就是正确的。

让我们来讲一讲韦德那些引以为豪的假想中的一个吧。在书中的一个章节，他专门讨论了由格雷戈里·科克伦（Gregory Cochran）、杰森·哈迪（Jason Hardy）和亨利·哈本丁（Henry Harpending）三人写的一篇短文，这篇短文主张阿什肯纳兹犹太人高于平均水平的智商（比世界平均水平高出一个标准差）和不成比例的诺贝尔奖获奖数（大约是世界平均水平的100倍）有可能是自然选择的结果，因为在过去的1 000年里犹太人群一直从事借贷工作，而这项工作需要写作和计算。[39]他们也提到，家族黑蒙性白痴和戈谢病（Gaucher disease）在阿什肯纳兹犹太人里有很高的发病率，这两种疾病的发生都是由于遗传突变影响了脑部细胞里脂肪的储存。针对这一现象，他们进一步提出假说，认为这些致病遗传突变之所以在当今的阿什肯纳兹犹太人里的频率高，是由于这些突变也能够提高智商，从而更好地适应自然选择。他们主张，虽然携带这些突变的两个副本会导致疾病，但是当个体只携带一个副本的时候，是有竞争优势的。这个主张现在已经有了反面的证据，我们几乎可以肯定，这两个疾病的产生是出于随机的坏运气：在中世纪的时候，阿什肯纳兹犹太人经历了一个人群瓶颈阶段，当时的少数个体繁衍出了今天许多的犹太人，而很不幸的是，当时的祖先人群里的许多人就携带有这些致病突变。[40]但是，在韦德的书中，他无视现有的证据，依然重点描述了那个可能的假说。

哈本丁是出了名的喜欢对人群之间的行为差异提出各种毫无证据的假想性解释。在2009年的一次主题为“保护西方文化”的会议上，他做了一个报告。在这个报告中，他断言，有撒哈拉以南非洲血统的人有一种“只要不必要就不工作”的倾向——他说，“在非洲我还没有见过一个有业余爱好的人”。他认为，这是因为在过去的成千上万年里，撒哈拉以南的非洲人没有经历一些欧亚人群所经历过的对勤劳的自然选择。[41]

韦德还重点强调了经济学家格雷戈里·克拉克（Gregory Clark）写的一本书——《告别施舍》（*A Farewell to Alms*），克拉克在这本书中主张工业革命之所以最早在英国腾飞，原因是在此之前的500年里英国的富裕阶层有着更高的生育率。克拉克认为，正是这种高生育率把资本主义崛起所需要的个体性状传递到了整个人群中，这些性状包括个人主义、耐心和愿意长时间工作。[42]克拉克自己也承认，他无法区分代际之间发生的变化是由于基因传递还是文化传播造成的，但韦德依然不管不

顾地把克拉克的主张作为证据证明“遗传学有可能发挥了作用”。

在这里我花了不少篇幅讨论韦德书中的错误，因为我觉得有必要强调：尽管有不少学者都企图去维持一个不可信的正统理论，但这并不意味着任何一个“非正统”的理论就是正确的。而韦德暗示的恰恰就是如此。他写道：“每一个主要的人类文明都发展出适合它自己的环境和生存方式的制度。但这些制度，虽然受到了文化传统的强烈影响，建立的基础却是受遗传控制的人类行为。当一个人类文明建立了一套持续多个世代的独特制度体系的时候，也就说明存在着相对应的一套影响人类社会行为的遗传变异。”[43]通过这些心照不宣的文字，韦德暗示：关于人群间存在着差异的种族主义的想法是有合理性的。

韦德并不是唯一的一个深信自己已经洞悉人群差异真相的人。在2010年的那次关于“DNA，遗传学和人类历史”的会议上，我不仅第一次遇见了韦德，还惊讶地发现詹姆斯·沃森坐在我身后，他在1953年与其他人共同发现了DNA的结构。直到几年前，沃森还是冷泉港实验室的主任。冷泉港实验室也正是这次会议举行的地方。一个世纪以前，这个实验室就是美国优生学运动的中心，它的研究人员记录了许多个体的性状以帮助选择性生育，他们还游说立法给被认为有缺陷的人实施绝育手术，以避免基因库的所谓退化——该法案还曾在多个州通过。但是，具有讽刺意味的是，后来沃森被强制免除冷泉港实验室主任的职务，也恰恰是因为他的优生学态度。当时他在一个与英国《星期日泰晤士报》（*The Sunday Times*）的专访中说道，他是“发自内心地对非洲的前景感到绝望”，他还补充，“我们所有的社会政策的基本假设都是非洲人跟我们有着一样的智商，但所有的检测都说明并不是这么一回事”。[44]事实上，并没有任何遗传学证据支持这个说法。

在那次冷泉港实验室的会议上，沃森曾经侧身过来对我以及坐在我身边的遗传学家贝丝·夏皮罗（Beth Shapiro）说了一些话，大意是：“你们什么时候能够搞清楚为什么你们犹太人比其他人聪明这么多呢？”他又接着说，犹太人和印度的婆罗门都是非常成功的人群，因为过去几千年里这两个人群都从事着学者的工作，所以自然选择给他们的后代留下了遗传学优势。

众所周知，沃森常常以挑战正统观念为乐。他的桀骜不驯对他科学事业上的成功或许曾经是重要的。但现在，作为一个82岁的老人，他思想上的严谨性已经不复存在了，剩下的只是随意散布自己直觉想法的任性。当年，他在发现DNA结构上所做的工作经过了各种严格的检验，但

现在，他已经懒得将同样严格的检验应用到自己的想法上了。

当我在写下这些文字的时候，仿佛就感到沃森、韦德或者他们的前辈们正站在我的身后盯着我，我不由得打了一个冷战。科学的历史进程已经一次又一次地告诫我们，过分迷信自己的直觉或者偏执地遵从个人的偏见，都是非常危险的。犯下最大错误的人，往往是那些自以为掌握了真理的人。想想我们历史上犯过的错误，我们曾经认为太阳是围绕着地球旋转的，认为人类的支系与类人猿的支系是在数千万年前分离的，我们也曾经认为今天的人群结构有着5万年的历史。但事实上，我们已经知道这种结构基本上是过去5 000年里人群融合的结果。面对所有这些以及更多的其他错误，我们应该警醒，不能迷信自己的直觉或者身边的刻板印象。如果有什么是我们可以肯定的话，那就是：不管我们认为自己发现了哪一种类型的差异，我们直观的期望都非常有可能是错误的。沃森、韦德和哈本丁的主张之所以犯了种族主义的错误，不在于他们指出了当下的学术界否认人群间存在着差异的可能性，而在于他们仓促地提出了没有科学证据的主张，[45]他们自以为知道了人群间有什么差异，而且以为这些差异就对应着传统的种族主义刻板印象——这基本上是一个必然错误的信念。

人群之间由遗传控制的差异到底有哪些？差异的方向是怎样的？差异又是如何引起的？关于这些问题，当下的我们真的还是毫不知情。举一个例子，在成功的短跑运动员里，压倒性的多数都带有西非血统。从1980年开始，奥林匹克运动会里100米男性短跑项目的冠军，就算是那些来自欧洲和美国的运动员，都携带有相当近的西非血统。[46]最常被用来解释这种状况的遗传学假说认为，由于自然选择的作用，携带西非血统的人的平均短跑能力加强了。平均水平的少量加强听起来好像没有什么，但在最高水平的较量上，它会带来巨大的改变。例如，如果西非人的平均短跑能力提高0.8个标准差，那么能够超过99.999 999 9%欧洲人的西非个体数目就会是原来的100倍。

但自然选择只是一种可能的解释，另外一种可能的简单解释是，携带西非血统的个体的短跑能力有着更大的差异，也就是说，有更多的个体要么能力很强，要么能力很弱。[47]西非人群在平均短跑能力与欧洲人群相同的情况下，假设西非人的遗传多样性比欧洲人的高大约33%，那就会导致西非人有着范围更宽的个体短跑能力，使得西非人群中短跑能力能够超过99.999 999 9%欧洲人的个体数目增加到原来的100倍。[48]不管这是否完全解释了为什么西非人在短跑运动中占据统治地位，根据这

种逻辑，无论是什么生物学性状，包括认知相关的性状，我们都可以推断撒哈拉以南的非洲人群里有更大比例的个体拥有极端的水平或者能力。

在未来的几年里，或许遗传学研究会证实与认知和行为相关的性状确实是受到遗传变异影响的，相关研究还有可能证实这些性状在不同的人群之间存在着差异，不仅仅是平均值上的不同，还有可能是人群内部个体之间差异的范围也不同。这些可能性都是存在的，我们现在应该如何做好面对它们的准备呢？就算现在不知道哪些具体性状会有差异，我们也应该提前建立一个新的能够容纳这些差异的思考框架。我们不能再任性地否认这些差异存在的可能性，否则一旦这些差异被发现，我们将猝不及防，连个应对的策略都没有。

基于基因组革命的最新发现，一种诱人的解决方案就是：利用人类历史上反复发生的人群融合来论证人群之间的差异是毫无意义的。但这种方案无非是换了新包装的陈词滥调而已。而且，这种论证依然是错误的。假如随机挑取两个当今的人群，我们可以发现它们的许多祖先人群相互之间隔离的时间已经很长了，足够让显著的平均生物学差异发生。发现人群之间存在着显著的差异是一件不可避免的事情，我们正确的对待方式应该是，充分地意识到这些差异的存在不应该影响我们看待自己、看待别人的方式。作为一个社会，我们应该保证每一个个体都享有平等的权利，尽管个体之间存在着诸多差异。不管群体内部个体之间的差异是多么巨大，如果我们能够做到让每一个个体都受到尊重，那么就算将来我们真的发现人群之间存在着更小但依然显著的平均差异的时候，我们已有的体系也可以很自然地处理这些差异。

除了保证每一个个体都得到平等的尊重以外，我们还需要时常记得人类的性状存在着巨大的多样性，不仅仅是与认知和行为相关的性状，还包括我们的运动能力、双手的操作能力，以及社会交往和共情的能力。对于绝大多数这些性状，个体之间的差异是如此之大，以至于任何群体里的任何个体都可以在任何一个性状上出类拔萃，这无关于他或者她的群体来源。就算是某个人群，由于遗传和文化上的综合影响，在性状上有着不同的平均值，这也无法剥夺该人群中个体成功的可能性。对于大多数性状，或许有一些个体从遗传学预测的角度来讲能力偏低，但是勤劳和合适的环境就可以让这些个体改善自己的能力，最终甚至超过那些遗传学预测的能力高的个体。考虑到人类性状的多维度、个体之间的巨大差异，以及勤劳和教育对遗传能力的补充程度，我们唯一合理的

做法就是：欣赏每一个个体、每一个人群，把他们看作我们人类共同天分的各种具体呈现，不管每个个体随机遗传得到的天分如何，我们都应该为每一个个体提供成功的机会。

对我来讲，要找到正确对待人群之间差异的方法，最自然的途径就是去学习我们是如何对待男女之间的生物学差异的。事实上，两性之间的差异比人群之间的差异要大得多，这也是上亿年的演化和适应的结果。男性和女性之间在遗传物质上相差了好几大段：Y染色体只有男性才拥有而女性没有，第二条X染色体只有女性才拥有但男性没有。大多数人都接受男女之间的生物学差异是巨大的，也认同这些生物学差异还进一步导致了男女在体型、力量，甚至在性格和行为上的平均差异。不过，我们还不知道这些差异在多大程度上受到了社会文化和教育的影响。比如说，在许多工作岗位上，当今的女性比例要比一个世纪以前的高得多。今天，我们不仅承认这些差异的存在，还竭力赋予每一个个体同样的自由和机会。当然，一直到今天男女之间还存在着很多不平等的状况，这说明我们在实现男女平等的道路上依然困难重重，但是，我们正走在一条正确的道路上，我们承认甚至拥抱真实存在的生物学差异，同时也挣扎着走向更加平等的未来。

种族主义对一个人的真正冒犯，说到底就是用一个人群的刻板印象来判断它的个体。这种做法忽视了一个事实，当应用到具体个体的时候，人群的刻板印象从来都是误导人的。那些“你是黑人，那你肯定很有音乐天赋吧”，或者“你是犹太人，你肯定很聪明吧”的说法，毫无疑问，都是有害的。每一个人都是独一无二的，都有着独特的优点和缺点，因此每一个人都应该得到相应的独一无二的对待。假设你是一个田径队的教练，有一个年轻人想要尝试一下百米赛跑。你知道，这是一项西非人占据统治地位的项目，甚至有可能有着遗传基础的影响。对于一个好教练来说，这个年轻人来自哪个种族是无关紧要的。想要知道这位年轻人的短跑速度？很简单，把他或者她带到跑道上计时跑一下就知道了。大多数的情况也都可以类似地解决。

个人身份的新基础

事实上，基因组革命正在非常有效地推动着我们达成对人群差异和个人身份的新理解，帮助我们寻找在这个世界上每个人自己的位置。传统的信念常常是错误的，阻碍了我们的理解。现在基因组革命为我们提

供了一个新的基础。

基因组革命已经摧毁了传统的关于身份的刻板印象，并且建立了一个新的认识个体身份的基础。要认识基因组革命在这方面的威力，就让我们来看一看它的一个发现，即人类历史上反复发生过的混血事件，是如何破坏了几乎每一个被用来支持生物学民族主义的论据的。纳粹的意识形态认为存在着一个“纯种”的雅利安种族，他们使用印欧语言、植根于德国，而且其历史足迹可以通过与绳纹器文化相关的考古证据追踪。但是基因组革命的发现粉碎了这种说法：使用绳纹器文化相关手工艺品的人是从俄罗斯大草原大规模迁徙而来的，而俄罗斯大草原可不是德国民族主义者能够接受的来源。[49]印度民族主义者否认有任何来自南亚以外的迁徙人群影响过印度文化，但事实是，基因组革命发现，当今的印度人几乎有一半的血缘是衍生自过去5 000年里的多次来自伊朗和欧亚大草原的大规模人口迁徙。[50]类似的，认为卢旺达和布隆迪的图西人（Tutsis）拥有来自欧亚西部农民的血统，而胡图人（Hutus）则没有该血统的想法也是一派胡言。该想法曾被用来支持种族大屠杀。[51]我们现在知道，几乎每一个当今的人群都是过去成千上万年的历史上不同人群反复融合的结果。融合是人类的天性，没有任何一个人群是，甚至有可能是“纯种”。

科学界以外的人也开始意识到基因组革命有着重写人类起源故事的潜力。非裔美国人正处在这项运动的最前沿。当年的奴隶贸易使得许多非洲人背井离乡，并被强制剥夺自己的文化，在短短几个世代的时间里，他们祖先的宗教、语言和传统习俗就消失了。1976年，亚历克斯·哈利（Alex Haley）的小说《根》（*Roots*）通过描述奴隶昆塔·金特（Kunta Kinte）及其后代的坎坷命运，利用文学的方法开始去找回失落的根。[52]跟随这一传统，哈佛大学的文学教授小亨利·路易斯·盖茨（Henry Louis Gates Jr.）充分利用了遗传学研究的潜力，去帮助非裔美国人找回失落的根。在他的电视纪录片《美国人的脸》（*Faces of Americans*）里，以及在之后的另一部纪录片《寻根》（*Finding Your Roots*）里，他曾经对大提琴家马友友说过，马友友可以将自己的血统追溯到13世纪的中国，而他作为一个非裔美国人永远无法做到这一点，也永远无法理解这会是一种什么样的感受。但是，盖茨还是展示了遗传学的实力：就算是面对没多少系谱记录的非裔美国人，遗传学也能够提供非常丰富的信息。[53]

一个新的产业，个人血统测试，也开始蓬勃发展。它利用了基因组

革命的威力来塑造新的家庭历史，还可以对消费者的基因组进行比较。盖茨制作的电视节目就是通过追踪明星嘉宾的DNA和系谱，利用明星个人故事的感染力来帮助观众理解遗传学数据在揭示未知的家庭历史方面的威力。例如，该节目发现了一些嘉宾之间的此前未知的深度血缘关系，也就是发现他们在过去几百年里有着共同的祖先。他们使用遗传学数据不仅把嘉宾的祖先定位到某个大陆上，还可以进一步定位到这个大陆的某一个地区里。

作为一个定居美国的白人，我的祖先也曾经被迫离乡背井、远离故土，我深有同感，认为所有的人，尤其是非裔美国人和美洲原住民，都有权利尝试着去利用遗传学数据来填补他或者她的家庭历史上缺失的部分。但是，如果有人默认个人血统测试结果有着科学的权威性，那么我想提醒一下他们，这些结果非常容易被误读，而且在这些公司提供的报告里，基本都不会像科学家一样给临时性的结果附带一个警告。

该产业里最成功的一些例子就是为非裔美国人提供遗传报告。有一家叫作“非洲血统”（African Ancestry）的公司，利用Y染色体和线粒体DNA将它的客户与西非的部落和国家联系起来。这种联系的推断常常是基于检查客户携带的DNA类型在哪一个人群里频率最高。这种结果很容易被过分解读，因为不同类型的Y染色体和线粒体DNA的频率在整个西非地区都非常相似，很难准确地定位到具体某一个人群里。

举个例子，假设某一种Y染色体类型在豪萨（Hausa）人群里的频率比周边人群的略高，包括约鲁巴人、曼德人（Mende）、富拉尼人和贝尼人（Beni）等。当“非洲血统”公司送出它的检查报告时，它可能会说这个非洲男性个体的Y染色体类型在豪萨人群里最普遍。[54]但是依然有可能、甚至是非常大的可能，该个体真正的祖先并不是豪萨人，因为西非有很多人群，这每一个人群对非裔美国人的血统贡献都只是一小部分。[55]然而，许多人在使用了这些遗传测试后，就以为他们知道了自己的起源。群体遗传学家里克·基特斯（Rick Kittles），该公司的共同创始人之一，曾在描述这种感觉的时候断言：“我的母系祖先可以追溯到尼日利亚北部，豪萨人的家园。知道这个信息以后，我专门前往尼日利亚，跟当地的人交流，学习豪萨人的文化和传统。这让我更好地理解了我是谁。”[56]

基于全基因组数据的血统检测在理论上应该比那些基于Y染色体和线粒体DNA的有着更大的威力。但是现在，就算是使用全基因组的方法，我们也无法得到非裔美国人的非洲祖先所在的具体位置，部分原因

是当今西非人群的数据库还不够完整。我们还需要非常多的研究，才有可能真正实现上边描述的这些遗传检验。

对非裔美国人来说，另外一个障碍可能是，在他们的非洲奴隶祖先到达北美以后，这些祖先也经历了巨大的文化剧变。来自非洲不同地区的人被贩卖到相同的地区，并在那里发生了融合，在少数的几代之类，本来在文化和血统上非常不同的人群就融合到了一起，无法分辨了。在2012年我和卡塔日娜·布莱进行的一项尚未发表的研究中，我们非常清楚地观察到这种非洲血统几乎完全同质化的现象。当时，布莱分析了15 000多个非裔美国人个体的全基因组数据，这些个体来自多个地方，包括芝加哥、纽约、旧金山、密西西比州、北卡罗来纳州，还有南卡罗来纳州的海群岛。她想检验在所有的这些非裔美国人群体里，是否某些群体跟特定的西非人群有着更亲近的血缘关系。考虑到美国奴隶的多条不同到达途径，[57]我们推测会是这样子的。因为在美国的四个奴隶贸易港口，新奥尔良是由法国人运营的，而巴尔的摩、萨凡纳和查尔斯顿则是由英国人运营的，这四个港口的奴隶主分别从非洲的不同地区掳掠奴隶。但是我们发现，非裔美国人的西非祖先们的混血是如此的彻底，以至于在大陆的非裔人群里，我们无法发现任何非洲血统上的差别。只有在南卡罗来纳州沿岸的海群岛上，我们才发现当地的非裔美国人跟非洲的一个特定地区有紧密的血缘关系。该地区便是塞拉利昂，这也是海群岛岛民依然使用的古拉方言的非洲发源地。所以，如果想追踪非洲奴隶的来源地，那么我们只能使用来自第一代奴隶的古DNA了。[58]

个人血统测试公司所提供的测试报告里存在的一些问题，并不仅仅是发生在非裔美国人身上。这些问题的发生来自这些公司面临的运营压力，毕竟，只有为客户提供有意义的报告，公司才会得到经济回报。不仅是一般的公司，就算是最严格最有科学精神的公司，也面临这个难题。在2011年到2015年，遗传检测公司23andMe为客户估算他们的尼安德特人血统的比例，这也是基于当时最新的研究进展：非洲以外人群有大约2%的血统来自尼安德特人。[59]但是，该公司的估算是非常不准确的，因为大多数人群里不同个体间的尼安德特人血统比例相差还不到一个百分比，而他们公司的估算结果却能够给出几个百分比的差异。[60]有好几个人都曾经非常兴奋地跟我说，他们的23andMe尼安德特人血统测试结果表明，他们的尼安德特人血统携带比例处在世界上所有人的前几个百分比。但是，由于这个测试的不准确性，这些人真的拥有高于平均水平的尼安德特人血统的可能性，我觉得只是稍微高于50%。我曾经对23andMe公司的人提出过这个问题，甚至还在2014年的一篇专业文章里

强调了这个问题。[61]后来，23andMe公司的报告不再提供这些血统相关的描述了。但是，它依然为客户提供他们所携带的尼安德特人特有突变的数目，以及基于这个数目的排名情况。[62]这个排名，跟之前基于血统比例的排名一样，并不是有力的证据，不能说明某个个体携带的尼安德特人DNA就一定高于人群平均水平。

个人血统测试公司提供的报告并不都是不准确的。确实也有很多人从这些报告中得到了满意的信息，尤其是关于他们家庭关系的信息。在书面记录已亡佚的情况下，血统检测大有可为。帮助收养儿童寻找他们的亲生父母就是一个好例子。另外一个例子就是帮助寻找大家族里的亲戚。

从我自己的角度讲，我对于检测个人血统这件事情没什么兴趣。在我准备写这本书的过程之中，我也考虑过是否应该把我的DNA送到一个个人血统测试公司，或者在我自己的实验室里进行分析，然后在这本书里分享我的结果。这也是很多跟踪个人血统测试这个行业的记者们惯用的手段。但真的，我毫无兴趣。我所来自的那个人群阿什肯纳兹犹太人，已经被过度研究了。我很有信心，我自己的基因组跟来自这个人群的其他基因组没有什么大的不同。我情愿把研究我基因组的资源用到那些还没有被充分研究的人群上。另外，我也担心“自我研究”这种模式所带来的问题。面对那些对自己的家庭、自己的文化过分感兴趣的科学家，我总是很自然地充满戒心。他们真的太关心自己了。在我自己的实验室里经常有来自世界各地的研究人员，我总是鼓励他们去研究自己族群以外的人群。当然，我的努力并不总能成功。使用基因组学的工具可以帮助我们建立与周边人群的联系，但如果仅仅关注个人与自己家庭和族群的联系，我觉得非常狭隘、令人失望。

基因组革命为我们带来的，是一种新的思考“我们是谁”的方法。这种方法强调，我们需要时刻记住人类超乎寻常的多样性，这种多样性当下如此，历史上也如此。理解个体与世界的关系对我来说是一个核心的追求，这也是我长久以来一直对地理学、历史学和生物学保持兴趣的原因。有一点讽刺意味的是，像我这样一个不信教的人，反而是从《圣经》的一个故事里找到了启发，想明白了基因组革命将如何帮助我们解决“我们是谁”这一存在主义的问题。

每一年在犹太民族最古老的节日“逾越节”里，犹太人都会坐在餐桌旁，一起回忆“出埃及”的故事。逾越节对犹太人来说是一个重要的节日，因为它提醒了犹太人自己在这个世界上的位置，同时也鼓励他们从

祖先的故事里学会如何做人做事。在过去的几千年里，犹太人虽然一直作为少数族裔旅居他乡，但是他们依然保持着自己的身份认同，逾越节相关的故事和传统起着至关重要的作用。

逾越节的故事开始于古以色列的神秘列祖（Patriarchs）们：第一代的亚伯拉罕（Abraham）和撒拉（Sarah）；第二代的以撒（Isaac）和利百加（Rebecca）；第三代的雅各（Jacob）、利亚（Leah）、拉结（Rachel）、辟拉（Bilhah）和悉帕（Zilpah）；第四代的12个儿子（以色列部落的祖先们）和一个女儿底拿（Dinah）。这些个体与今天的庞大人群相距太过遥远，我们很难看出他们跟当下存在什么有意义的联系。把这个古老的家族跟后来庞大的犹太人群联系起来的关键人物是约瑟（Joseph）。约瑟是雅各的儿子，他被自己的兄弟卖到了埃及去做奴隶，但约瑟后来成功逆袭，掌握了巨大的权力。当饥荒笼罩大地的时候，其他的家庭成员也迁徙到了埃及，约瑟并没有计较他们此前对他犯下的罪恶，而是敞开双手欢迎了他们。400年后，他们的后代繁衍成了一个民族，有着超过60万可从军的男人，还有更多的女人和孩子。在摩西的领导下，他们摆脱了别人的压迫，在几十年的时间里四处流浪，同时也发展了自己的法典。后来，他们回到了他们祖先的应许之地。

在了解了这个逾越节故事之后，犹太人可以直观地理解，在他们的族群里、在几百万的个体间，他们是怎么相互联系到一起的，又是怎么跟过去的历史联系起来的。这个故事使得犹太人可以跟其他的几百万教友直接联系起来，并用同样认真和尊重的态度来对待他们，而不用管他们之间具体的血缘关系。这使得我们不再只是从我们长大的小家庭的角度来思考这个世界，将我们从那个狭隘的视角里解放了出来。

对我而言，为我们每一个人的基因组做出贡献的大量相互联系的祖先人群，也提供了一个类似的故事，帮助我理解自己在这个世界上的位置，也帮助我避免被我们人类的巨大人口数目所吓倒——人类的总人口已经是几十亿了。在过去的几年里，基因组革命已经揭示了混血在我们这个物种历史上的中心位置，这意味着，我们当下所有的个体都是相互联系、血脉相通的，而且在未来我们还会继续建立更多的联系。这些相互联系的故事让我有了身为犹太人的感觉，虽然我自己不一定是《圣经》里女列祖和男列祖们的后代。我也有了身为美国人的感觉，虽然我不是美洲原住民或者首批到达北美的欧洲、非洲开拓者的后代。我现在使用的是英语，而我的犹太人祖先是在一百年前才开始使用这门语言的。我受到过欧洲启蒙运动的影响，但这并不是我的直接祖先的文化运

动。我宣称这些都是我自己的，虽然它们并不是我的祖先创造的，虽然我跟那些人群并没有直接的血缘关系。我们真正的祖先并不重要。基因组革命为我们所有人提供了一个共同的历史。如果我们正确地看待这段历史，那么它会给我们提供另一种可能的世界观，以代替罪恶的种族主义和民族主义，它也会让我们认识到，我们每一个人都有平等的权利来分享人类共同的财富。

12

古 DNA 的未来

第三部分

考古学迎来第二次科学革命

考古学的第一次科学革命始于1949年。当时，化学家威拉德·利比（Willard Libby）有一项将永远改变这个领域的发现。11年后，他因为这个发现，赢得了诺贝尔化学奖。[1]通过测量古代有机残余物中携带14个核子的碳原子的含量，则可以确定碳最初进入食物链的日期。碳原子通常有12或13个核子。在地球上，放射性同位素碳-14主要是通过宇宙射线轰击大气而形成的，其在大气中所有碳原子的比例维持在万亿分之一的水平上。在光合作用过程中，植物从大气中吸收碳，并将其转化为糖，然后碳再被整合到生命体的所有分子中。在生物死亡后的5 730年内，一半的碳-14原子将衰变为氮-14。这意味着，在古代遗存中，所有具有14个核子的碳原子的比例是以一种已知的方式减少的。这就使得科学家们能够确定碳原子进入生物体的日期，只要该日期不早于大约5万年，因为日期太久远的话，碳-14的比例太低，就会无法测量。

这种放射性碳定年法彻底地改变了考古学，使我们可以较为准确地确定物体的年代，而不仅仅是根据生物遗存所处的考古地层来确定相对年代。故，由此引发的考古学新发现意义重大、影响深远。在《文明之前：放射性碳革命和史前欧洲》（*Before Civilization: The Radiocarbon Revolution and Prehistoric Europe*）一书中，科林·伦福儒描述了放射性碳定年法如何将人类的史前史向前推进了一大截，也描述了放射性碳革命如何彻底推翻了“史前欧洲的所有重大创新都是由近东输入的”这一假说。[2]固然，农业和书写起源于近东，但在金属加工和纪念性建筑方面的创新，可不是源自古埃及或古希腊。巨石阵就是一个很好的例证。这些发现，以及其他很多古代遗存的真实年代的确定，激发了我们对各地原住民文化的新认知。

当今，有100多个放射性碳实验室在为考古学家们提供年代测定服务。而那些科班出身的考古学家们，在研究生阶段必学基本技能之一就是如何批判性地解读放射性碳测试得到的年代。从这些都可以看出，放射性碳定年法已经渗透到了考古学的各个方面。更有甚者，放射性碳定年法还改变了考古学家们的时间准绳。古代的中国人以皇帝即位的年数纪年；罗马人以城市的奠基日期作为元年(64)；犹太人则从《圣经》中记载的创世完成之日开始计算。今天，几乎所有的人都会以“公元前”或“公元后”来描述年代，“公元”就是传说中耶稣诞生的日子。而对考古学家来

说，时间就是“距今”（Before Present，BP）的放射性碳衰变的年数，这里的“今”就是1950年，也就是威拉德·利比发现放射性碳定年法的大致年代。

到了20世纪60年代，借放射性碳革命之力，考古学已经不再仅仅是人文学科的一个分支，它在科学领域里同样也深深地扎下了根。考古学家们对证据的标准也提高了。[3]在那之后，考古学家们还采用了更多的科学技术，包括利用浮选法来鉴定古代植物遗存，还有利用包括碳原子在内的各种同位素的比例来确定人类和动物所吃的食物种类，以及它们在存活的时候是否穿越了某些地形地貌。现在，考古学家们已经拥有了一套新颖、丰富的科学工具，在对遗址进行分析的时候可以借助前辈们无法企及的手段，得到更加可靠的见解。

人们很容易把古DNA看作继放射性碳革命之后，能被考古学家利用的又一项新技术，但这个想法低估了古DNA的价值。在古DNA出现之前，考古学家根据古代骨骼的形状和人工制造物的类型的演变来推断人群的变动，但是这些数据很难给出一个圆满的解释。而现在通过对古代人类的全基因组测序，我们可以了解到栩栩如生的、人与人之间关系的细节。

想衡量一项技术的革命性，要看它能够带来多少新知识、新惊喜。在这个意义上，古DNA比以前任何研究人类历史的技术都更具颠覆性，包括放射性碳定年法。一个更贴切的类比是17世纪发明的光学显微镜，它使我们能够将微生物和细胞的世界可视化，这是前人无法想象的场景。当一种新的仪器打开了一扇通往从未被探索过的世界的大门，它所展示的一切都宛如奇景，而这就是古DNA现在所起到的作用。考古学记录的变化反映的是人群的流动，还是文化的传播？古DNA对这类问题可以提供明确的答案。一次又一次，它带给我们的，都是此前想象不到的发现。

建立全人类的古DNA地图集

到目前为止，古DNA革命的中心一直都是在欧洲。截至2017年底，在551份已经发布的古DNA全基因组数据的样本中，几乎有90%都来自欧亚大陆西部。这一现象反映出两个事实。一方面，大部分用于古DNA分析的技术都是在欧洲发展起来的。另一方面，从对自家后院的研究以及对古代遗存的收集来看，欧洲考古学家们保持着最长的历史。但是，

古DNA革命已经开始蔓延了，针对欧亚西部以外的人群，它已经带来了若干令人震惊的发现，最显著的例子就是有关美洲人群[4]和太平洋偏远岛屿人群[5]的发现。技术的进步[6]使得我们即使从温带甚至热带地区，也能获得古DNA。我毫不怀疑，在未来十年内，来自中亚、南亚、东亚和非洲的古DNA将同样带来巨大的惊喜。这些方面的研究将为我们建立一本人类的古DNA地图集，将不同时间和空间上的人群高密度地记录下来。我认为，就其对人类知识的贡献而言，这个地图集可以与15世纪至19世纪绘制的第一批全球地图相媲美。当然，这个地图集不会回答有关人类历史的所有问题，但它将提供一个框架，不管我们将来又发现了哪些新的考古遗址，都可以回到这个大框架来进行研究。

在未来的年岁里，由于这个地图集的建立，我们完全有理由期待，基于古DNA的新发现将以排山倒海之势向我们涌来。迄今为止，大多数的古DNA样本还都是比较古老的。尚有一段历史时期，也就是从4 000年前至今的古DNA还几乎未被触及过。而我们可以从书面记录和考古学证据中得知，这个较近的时期正是一个多事之秋，各种文字发展演变，社会阶层分化不休，帝国霸业兴亡盛衰。即便是在欧亚大陆西部，古DNA的资料也像是一座方兴未艾的高速立交桥，只建设到了一半儿，一头儿还悬在半空之中。人类的过去和现在还没有被很好地衔接起来，有了DNA数据，我们必将如虎添翼，极大地丰富那些我们从其他学科业已知道的历史事件。

为了通古达今，架起一座通往4 000年前的桥梁，仅仅从较近的时期来收集古DNA数据是不够的。那些在研究较早期数据时奏效的统计学方法，已经不适用于更近时期的数据了。特别是那些基于“四群体检验”的方法，用来测量高度分化的人群的血统比例非常有效，因为高度不同的血缘就像是示踪用的染料，人们可以跟踪其比例的变化。然而，在欧洲，也就是迄今古DNA研究成果最为显著的地方，我们知道，早在4 000年前许多人群的血统成分已经和今天的人群高度相似了。[7]例如，在4 500年前以后的英国，从人们把死者和宽口陶器葬在一起的时候开始，古不列颠人的血统组成就和今天的不列颠人相差无几了。[8]但是，如果我们认为，今天的英国人与当时的“宽口陶器人”之间是单纯的一脉相承的关系，那就大错特错了。实际上，英国的人群已经被后来的好几波来自大陆的移民给改造过了，只不过从遗传学上来看，这些移民和那些以宽口陶器为陪葬品的人群是相似的。所以，我们需要新颖的、更加敏感的方法来确定英国人的血统到底有多少是来自后来的这几波人类迁徙。

兵来将挡，水来土掩，统计遗传学家们正在开发一种新型的方法，以跟踪那些在血统成分上高度相似的人群之间的混血和迁徙事件。其中的奥妙在于，重点关注被试人群之间最近出现的共同历史，而不是很久以前的共同历史。只要有足够多的样本参与分析，我们就有可能发现一些基因组片段，在这些片段上，一些个体之间在过去的大概40个世代里有着共同的祖先。通过重点研究这些片段，我们就可以了解在样本年代之前的近1 000年(65)的时间跨度里到底发生了什么。[9]考虑到目前古DNA的样品数量很少，这些方法也许还不是很有用，因为在样品总数少的情况下，只有少数的几对个体之间的血缘关系会亲密到存在着相同的长DNA片段。但是，随着个体数量的增加，我们能够加以分析、检测其相关性的个体对的数量也会与样品数量的平方成正比增加。按照现在生产古DNA数据的速度，一个合理的预期是，在未来几年之内，单单一个实验室（例如我的实验室）一年就可以从数千个古人类那里生产全基因组数据了。到那时，制作出一份详尽的、最近几千年以来的人群变动时间表也就成了一件水到渠成的事情。

2015年，在一项名为“不列颠群岛的人群”的研究中，上述这种方法已经小试牛刀。该研究从英国抽样了2 000多人，这些人的四位祖父母的出生地彼此相距都不超过80公里。[10]结果发现，如果采用传统的测量方法，这些英国人群的同质化程度非常高。例如，两个英国人群之间遗传差异度的典型测量值，与采用同样测量方法得到的、欧洲人和东亚人之间的遗传差异度相比，不足后者的百分之一。尽管同质化程度这么高，上述研究的作者们还是能将这些英国人群聚类成为17个界限分明的簇。他们的方法是识别那些拥有高比例近期祖先的个体，将他们聚类成一簇。把这些个体的位置绘制在地图上，一幅非凡的遗传结构图就跃然纸上。尽管在过去的1 000年里，人们在英国的乡村之间来回奔走，这本来是应该促使人群向着同质化的方向发展的，但我们仍然能看到一些根深蒂固、难以磨灭的遗传结构。人群簇与簇之间的分界线勾勒出了以下场景：西南的德文郡和康沃尔郡之间的分界；苏格兰北部海岸的奥克尼群岛；横跨爱尔兰海的一个基本上没有分化的簇，这反映了苏格兰新教徒在过去几个世纪内向北爱尔兰的迁徙；在北爱尔兰，有两个独特的、几乎不相往来的簇，这显然与新教徒和天主教徒群体相对应，在英国的统治下，他们被宗教和几百年的相互敌意隔离开了。

这项研究虽然只使用了当代人的样本却取得了成功，为将来把此方法扩展到更古老的样本提供了希望。在我的实验室里，我们已经生产了超过300位古不列颠人的全基因组数据。如果能将这些数据与当代英国

人的数据进行综合分析，包括使用上文中“不列颠群岛的人群”研究中用到的样本，我们期盼着能够在世界的这个小角落里，绘制出一幅连接古今的历史画卷。

同样，只要具备大量样本，我们也一定可以估计出来历史上不同阶段的人群规模。关于人群规模，我们对文字出现之前的时代几乎没有任何可靠的信息。但是，人群规模不仅对理解人类的历史和演化很重要，对经济学和生态学也是举足轻重。在规模数以亿计的人群中，如汉族人，一对随机选择的人在过去的40个世代中几乎不大可能有什么共享的DNA片段，这是由于他们继承自几乎完全不同的祖先个体。相比之下，在一个小规模人群中，例如在不足百人的小安达曼群岛的原住民中，每一对个体之间都存在着很近的亲缘关系，共享的DNA片段自然也就比比皆是。通过测量人群之内的相关性，我们就可以确切地看到，过去几个世纪里英国人口的平均数量已经达到了数百万。[11]在一项正在进行的工作中，皮尔·帕拉马拉（Pier Palamara）和我已经证实，在大约8 000年前，安纳托利亚早期农民所属的人群的规模，比同时代瑞典南部的采猎者群体的规模要大得多。这也符合预期，因为农业理应支持更高的人口密度。毫无疑问，将这种方法应用于古DNA，我们一定能更加深入地了解到人群规模是如何随着时间发生变化的。

助人类生物学一臂之力

原则上，古DNA在揭示人类生物学特征如何随时间演变方面，与在揭示人类的迁徙和混血方面有着同样的威力。然而，尽管古DNA在揭秘人群变化方面已经取得了巨大成功，但迄今为止，古DNA对人类生物学的贡献仍然是屈指可数。一个关键的原因是，为了追踪人类生物学特征随时间的变化，我们就必须研究突变频率是如何变化的。问题是，计算突变频率需要数百个样本，而到目前为止，古DNA的样本数量还是相对比较少的，每种文化背景下也就是少数几个而已。想象一下，一旦我们有了上千个、刚过渡到农业文明不久的欧洲农民的样本，而且从他们身上提取了全基因组数据，我们能干什么呢？我们可以对这些个体进行一次全基因组的扫描，寻找近期发生过自然选择的信号，再对当代欧洲人开展一次同样的扫描，然后比较一下这两次的结果，我们就有可能得知，在农业出现之前的时代和过渡到农业之后的时代里，人体适应性演化的步伐和性质是否发生了改变。

我们甚至有可能确定，在20世纪里，自然选择是否由于医学的进步而减缓了。过去，罹患某些遗传病的个体是无法生存和成家的，而现在，由于医学的进步，他们已经改变了自己的境遇。例如视力低下，现在可以通过眼镜来完全矫正；或者不育症，现在可以通过医疗干预来补救；或者认知障碍，现在可以通过药物和心理治疗来控制。自然选择的作用一旦减弱下来，就可能导致某些突变在人群里得以积累下去，进而改变人群整体的性状。[12]

利用古DNA，我们可以追踪具有重要生物学意义的突变频率的变化速度。古DNA这项能力的重要性，不仅在于它能够让我们追踪特定的生物性状是如何演化的，还在于它提供了一个史无前例的工具，我们可以借此了解自然选择发生作用的一些基本原则。人类演化生物学的一个核心问题是，人类的演化到底是通过在相对“少”的基因组位置上发生“大”的突变频率变化来进行的，还是通过在非常“多”的基因组位置上发生“小”的突变频率变化来实现的。前者的例子如色素的沉着，后者的例子如人体的身高。[13]理解人体每一种适应性性状的相对重要性非常重要，但在古DNA到来以前，我们基本无法实现这个目的，因为我们只能分析生活在单一时间窗口内的样本。而想要从仅仅一个时间点去推断整个历史过程就太有挑战性了！古DNA恰好能帮助我们克服这个障碍，利用不同历史时段的遗传信息。我们再也不会被禁锢于当下了！

古DNA研究也揭示了病原体的演化。当我们研磨人类的遗骸时，有时会碰到来自微生物的DNA，这些微生物是在个体死亡的时候存留在血液之中的，因此它们或许就是个体死亡的原因。这种方法证明，鼠疫杆菌是导致了14世纪到17世纪的黑死病[14]、6世纪到8世纪罗马帝国的查士丁尼瘟疫[15]的原因，也造成了大约5 000年前的一次流行性瘟疫——从散布在欧亚大草原各地的墓葬来看，约7%的骸骨的主人死于此病[16]。针对古代病原体的研究还发现了古代麻风病[17]、肺结核[18]，以及造成爱尔兰马铃薯危机的致病菌[19]的历史和起源。现在，古DNA研究还常规性地从人类样本的牙菌斑、排泄物等处提取微生物的DNA，从中可以得到我们祖先所吃食物的信息。[20]这仿佛又为我们打开了一扇新的小门，门后是一片崭新的世界。

古DNA实验室开疆辟野

古DNA革命一日千里。这项技术发展非常之快，现在发表的许多论

文中使用的方法在几年内就会过时。古DNA方面的专家也与日俱增，例如，在我自己实验室的毕业生里，已经有三个人建立了自己的古DNA实验室。专业化分工是一个主要趋势。古DNA研究的先驱们曾花费了大量的时间在世界各地出差，与考古学家和政府官员交涉，再带回来各式难得的遗骸，然后在自己的分子生物学实验室中对这些遗骸进行分析。出差前往各种异国他乡、像淘金一样寻找重要的遗骸就是他们进行科学研究的核心方式。在古DNA的第二代研究者中，也有些人采用了这种模式。但是其他人，包括我自己在内，就不再这么频繁出差了。相反，我们花费了大部分的时间来发展、改进实验室技术或统计分析的专业方法，并通过与考古学家、人类学家们日益平等的伙伴关系来获得想要研究的样本。

古DNA实验室也将变得更加专业化。现在，致力于古DNA研究的我们，有幸对来自不同地方、不同时代的人群进行研究。我们就像罗伯特·胡克（Robert Hooke）在他的著作《显微术》（*Micrographia*）中描述的那样，使用显微镜来记录各种微小而神奇的物体。或者说，我们就像18世纪末的探险家，航行到世界的每一个角落。但是，无论研究什么课题，我们充其量只能获得历史学、考古学和语言学方面的一些肤浅认识。随着这些知识的积累，我们就必须对每个地区以及它的具体问题有更加深入的了解，才有可能取得下一步的进展。在接下来的20年里，我希望古DNA专家能够被聘用到每一个人类学、考古学，甚至是历史学和生物学的院系里去。这些职位上的古DNA专家们将专注于特定的领域，例如东南亚、中国东北地区等，他们的研究将不会像我今天干的一样，蜻蜓点水般从中国飞到美国、从美国飞到欧洲，又从欧洲飞到非洲。

古DNA研究领域在建立对外提供服务的实验室时，也会走向专业化、甚至是职业化的道路，类似于现在提供放射性碳定年服务的实验室。这样的古DNA服务实验室将筛选样本，生成全基因组数据，并提供易于解读的、与目前商业化的个人血统测试公司提供的结果相类似的报告。这些报告将确定物种、性别和亲缘关系，并梳理好新分析的个体与已经发布过数据的个体之间的关系。研究者只需提交样本，然后就可以得到样本的电子化数据。研究者可以根据自己的需要使用这些数据。整个过程的花费不会超过放射性碳定年服务的两倍。

此类服务性实验室将如雨后春笋一般冒出来，但是分析数据、研究人群历史的研究员永远不会被完全取代。如果考古学家们希望利用这种技术来解决任何有争议的问题，那么他们总归需要和基因组学的专家展

开合作，特别是在利用DNA来解读古代人群的时候。从古DNA中获取性别、物种、血缘关系和血统异常个体等方面的信息，终归会变成一种常规流程。但是，要想利用古DNA解决更深层次的科学问题，例如人群如何融合、如何迁徙，以及自然选择在历史上如何发挥作用，永远不可能通过一份标准化的报告来达到目的。

我觉得，古DNA实验室的未来有一个令人神往之处，这也是从各处的放射性碳定年实验室中涌现出来的一种模式。例如，牛津大学放射性碳加速器部门有偿地处理大量的样品，并用这些收入来支撑一个规模化运作的工厂，该工厂得以更便宜、更高效、更优质地常规化生产考古物品的年代数据。如果该工厂的科学家们都只顾自己的研究，那么这种规模化的效益是不可能出现的。但随后，它的科学家们又反过来利用了这座放射性碳定年的巨无霸工厂，从事一些前沿的科学研究，例如托马斯·海厄姆（Thomas Higham）领导的研究，厘清了欧洲尼安德特人灭绝的考古学记录，证明他们在与现代人相遇后的短短几千年内就在欧洲各地销声匿迹了。[21]

这也是我在麻省理工学院做博士后训练时所学到的一种模式，当时我为“人类基因组计划”中执行暴力测序的6个测序中心之一工作。这个测序中心与美国国家卫生研究院签订大型数据生产合同，由后者提供资金。该中心的领导人、也是我的上司埃里克·兰德（Eric Lander），就考虑到了这样一个便利：他可以利用他的测序中心来解决自己感兴趣的科学问题。我的模式也是如出一辙：建造一个工厂，然后利用它来回答关于人类历史的深层次问题。

尊重古人的遗骸

我第一次去耶路撒冷是在7岁的时候，当时是妈妈带着我、哥哥和妹妹一起去的。在那年和第二年的夏天，我们都住在外公的一间公寓里。这间公寓位于一个极端正统派的贫困街区，男人们都穿着黑色长袍，女人们都戴着头巾、穿着朴素的节裙。男孩子们每天从早到晚都上宗教学校，但是在安息日之前的周五下午，他们很早就放学，常常去参加抗议活动。在抗议活动中，他们有时放火焚烧垃圾桶，有时向警察扔石头。我还记得，男孩子们跑来跑去，脸上蒙着布，在警察们投过来的催泪瓦斯的作用下眼泪直流。

其中的一些抗议活动针对的是大卫城的挖掘工作。这个遗址从耶路

撒冷旧城以南圣殿山的山坡延伸出来，覆盖了大约3 000年前犹太首都的大部分地区。抗议者担心挖掘会扰乱古代犹太人的坟墓——在以色列进行挖掘时，常常会发生这样的事。对于抗议者来说，不管是无心之作还是科学研究，打开墓穴都是一种亵渎神灵的行为。

如果那些抗议者知道我的实验室现在正在做什么，他们会怎么想？要知道，每个月我们都要碾碎成百上千块古代的骨头。也许他们不太关心以色列以外的样本，但我认为这是一个普遍的问题。对打开坟墓、从古代人类的遗骸提取样本这类事情，我越来越多地陷入沉思。很可能，那些遗骸的主人当中，很多人并不希望他们的遗存以这样一种方式被使用。

一些古DNA专家和考古学家提出了这样一个论点，也就是我们研究的大多数骸骨都来自如此久远的文化，以至于他们和当代的人类并没有可以追溯的联系。这也是《美国原住民墓葬保护与归还法》中规定的标准，该法规定，当有证据表明遗存与现在的人群有文化或生物学上的联系的时候，应该把它们归还给原住民部落。然而，这个标准正在失效。例如，大约8 500年前的肯纳威克人的骸骨、大约10 600年前的仙人洞的骸骨，都正在返回部落的途中，尽管它们与今天的群体并没有明确的文化或遗传联系。[22]当被研究的骨骼的年代离现在越来越近的时候，我们就需要考虑到现代人群对这些古代样本的认领主张。任何古老的遗骸都来自真实的人类个体，如果需要破坏它们的完整性，我们必须要有充分的理由。

在2016年，我决定向一位犹太拉比请教，他就是我的舅舅。他信奉正统的犹太教，这意味着他要遵循犹太教口述传统中的清规戒律。我希望他会对我的问题持开放的态度，因为他一直主张，在遵守正统犹太教的固定戒律的时候，也要尽可能地适应现代社会。这种倡导包容性的思潮就是“开放正统”运动所提倡的。最近，他成立了一个宗教学院，致力于将妇女训练成为正统犹太教的拉比，而过去女拉比在社区里是被排斥的。我告诉他，在我的实验室里，我们正在研磨古人的骨头，而很多古人可能并不希望自己的遗体受到打扰，我觉得自己还没有想通这件事。他显然很不安，并要求让他考虑一段时间。后来，他带着一个犹太拉比的判决回来了。如果以前针对某个问题没有来自其他拉比的判决或决定作为先例的话，他带回来的判决将提供指导意见。他说，所有的人类墓穴都是神圣不可侵犯的，但也有一些可以谅解的情景，只要有可能促进理解、打破人与人之间的隔阂，开坟的行为也是可以接受的。

对人类遗传变异的研究并不总是代表善的力量。在纳粹德国，如果20世纪30年代的科学能够达到足够的水平，那么像我一样具备解读遗传学数据能力的人，就会被要求按照血统对人群进行分类。所幸，在我们这个时代，基于古DNA所做出的发现不会对种族主义起到助纣为虐的作用。在这个领域里，对真理的追求很大程度上起到了打破定见、削弱偏见的作用，并且强调、加强了人群之间此前未知的联系。我乐观地认为，我和同事们的工作方向是穿针引线、促进理解。我们获得了针对无论古今的人类开展研究的特权，我们也一定会不遗余力地珍惜所获得的机会。为了回答“我们是谁？”那个大问题，我将我们的角色定位为助产士，不仅要将古DNA引入遗传学家的领域，还要把古DNA带到考古学家和公众的面前，让所有人都认识到古DNA的重大潜力。

致谢

首先要说的是，为了这本书的面世，我的妻子尤金妮娅·赖克（Eugenie Reich）与我进行了一年的密切合作。我们一起做了调研，共同起草了第一稿，在不断切磋讨论的过程中本书才得以渐渐成形。可以说，没有她，就没有这本书。

感谢Bridget Alex、Peter Bellwood、Samuel Fenton Whittet、Henry Louis Gates Jr.、Yonatan Grad、Iosif Lazaridis、Daniel Lieberman、Shop Mallick、Erroll McDonald、Latha Menon、Nick Patterson、Molly Przeworski、Juliet Samuel、Clifford Tabin、Daniel Reich、Tova Reich、Walter Reich、Robert Weinberg，以及Matthew Spriggs，他们仔细地阅读了全书，并参与了审稿工作。

感谢David Anthony、Ofer Bar-Yosef、Caroline Bearsted、Deborah Bolnick、Dorcas Brown、Katherine Brunson、Qiaomei Fu（付巧妹）、David Goldstein、Alexander Kim、Carles Lalueza-Fox、Iain Mathieson、Eric Lander、Mark Lipson、Scott MacEachern、Richard Meadow、David Meltzer、Priya Moorjani、John Novembre、Svante Pääbo、Pier Palamara、Eleftheria Palkopoulou、Mary Prendergast、Rebecca Reich、Colin Renfrew、Nadin Rohland、Daniel Rozas、Pontus Skoglund、Chuanchao Wang（王传超），以及Michael Witzel，他们分别为个别章节提出了中肯的意见。同样感谢Stanley Ambrose、Graham Coop、Dorian Fuller、Éadaoin Harney、Linda Heywood、Yousuke Kaifu、Kristian Kristiansen、Michelle Lee、Daniel Lieberman、Michael McCormick、Michael Petraglia、Joseph Pickrell、Stephen Schiffels、Beth Shapiro，还有Bence Viola，他们阅读了本书的部分章节，确保了内容的准确。

感谢哈佛医学院、霍华德·休斯医学研究所和美国国家科学基金会，它们在我写作本书期间，对我的科学研究提供了慷慨的支持，并将此书视为我科研工作的一个补充。

最后，我要感谢那些曾多次鼓励我写作这本书的人们。多年来，我很抵触写书这个想法，因为我不想从科研上分心，并且对于遗传学家们来说，论文才是硬通货，写书算得了什么。但是，随着越来越多的同

事，包括考古学家、人类学家、历史学家、语言学家和其他人，都热切地想理解并投身到古DNA革命中来，我的想法也变了。为了写作此书，我搁置了很多论文，推迟了很多分析工作。我希望，凡是读过这本书的人，都能以一种崭新的视角来看待“我们是谁？”这个关于人类的大问题。

图片注释

地图来源：所有地图及相关数据来自**Natural Earth**网站。

图1 图1a中的等值线是基于L. L. Cavalli-Sforza, P. Menozzi, and A. Piazza, “Demic Expansions and Human Evolution,” *Science* 259 (1993): 639–46一文中的图2A得到的。图1b中的等值线是对W. Haak et al., “Massive Migration from the Steppe Was a Source for Indo-European Languages in Europe,” *Nature* 522 (2015): 207–11一文中图3的数据进行插值得到的。插值算法利用了F. Jay et al., “Forecasting Changes in Population Genetic Structure of Alpine Plants in Response to Global Warming, *Molecular Ecology* (2012): 2354–68一文中发布的POPSutilities.R软件，并参考了O. François, “Running Structure-like Population Genetic Analyses with R,” June 2016一文中的参数设置建议。

图2 图中的3 748这个数字，是指截止到2017年11月19日，本书作者实验室的内部数据库中的去重样本数目。

图4 图中标注的一个当代人遗传学意义上的祖先数目，是通过模拟得到的，其结果由格雷厄姆·库普共享给本书作者。模拟方法参见G. Coop, “How Many Genetic Ancestors Do I Have,” *gcbias* blog, November 11, 2013。

图5 如果一个基因组片段上存在能把某人的来自父方和来自母方的基因组区分开的突变，我们就可以利用片段上的突变数目，估计基因组该位置的共同祖先出现的时间。图5的第2部分，是根据S. Mallick et al., “The Simons Genome Diversity Project: 300 Genomes from 142 Diverse Populations,” *Nature* 538 (2016): 201–6一文中的分析报告制作的，图示内容是：针对250个非洲以外的人的基因组对（实线所示）和44个撒哈拉以南非洲人的基因组对（虚线所示），通过在其DNA的等距位置上进行测量，估计每一对基因组的最近共同祖先出现的时间再平均后得到的结果。第3部分同样是根据上述文献制作的，图示内容是：在299个基因组对上的每一个位置上，对其共同祖先出现时间的上限进行估计所得到的结果。

图6 尼安德特人的大致分布范围是根据J. Krause et al., “Neanderthals

in Central Asia and Siberia," *Nature* 449 (2007): 902–4一文中的图1绘制而来的。

图7 共享突变的数目来自R. E. Green et al., "A Draft Sequence of the Neandertal Genome," *Science* 328 (2010): 710–22一文，取自该文网络补充材料部分的表S48中对法国人、桑人、尼安德特人的比较结果。

图8 此图中的信息来自Q. Fu et al., "An Early Modern Human from Romania with a Recent Neanderthal Ancestor," *Nature* 524 (2015): 216–19一文的图2。

图9 此图是根据Q. Fu et al., "The Genetic History of Ice Age Europe," *Nature* 534 (2016): 200–5一文中的图2重新绘制而成的。

图10 饼图中的数据来自S. Mallick et al., "The Simons Genome Diversity Project: 300 Genomes from 142 Diverse Populations," *Nature* 538 (2016): 201–6一文的补充材料表2中的AJ和AK列。每一个人群的血统比例都以该人群的样本的平均值来代表。古老型人类的血统占比是以"某人群的占比 / 所有人群的最大占比"来表示的。结果小于0.03就将被置为0，大于0.97就将被置为1。为了能突出其地理范围并避免视觉混乱，绘制此图时只显示了其中的47个人群。

图13 此图表现的是Q. Fu et al., "The Genetic History of Ice Age Europe," *Nature* 534 (2016): 200–5一文中描述的欧洲的人类迁徙事件。冰川范围是根据"Extent of Ice Sheets in Europe," Map.*Encyclopaedia Britannica Online* 一图重新绘制的。

图14 图14a是根据W. Haak et al., "Massive Migration from the Steppe Was a Source for Indo-European Languages in Europe," *Nature* 522 (2015): 207–11一文重新绘制的，见其扩展数据部分的图4。图14b及其中的插图改编自D. W. Anthony and D. Ringe, "The Indo-European Homeland from Linguistic and Archaeological Perspectives," *Annual Review of Linguistics* 1(2015): 199–219一文中的图1和图2，并获得了该文作者的同意。

图15 此图三个部分中的散点图均基于I. Lazaridis et al., "Genetic Origins of the Minoans and Mycenaeans," *Nature* 548 (2017):

214–8一文中的主成分分析结果绘制，数据出自该文的图1b。原图的横纵坐标都经过了旋转，以便将遗传学和地理学的位置大致对齐。

图16 饼图中的数据取自180个与钟杯文化有关的个体。这些个体遗留下来的DNA足够多，可以相对精确地估计出他们携带的草原血统的比例。这些个体按照当代欧洲国家进行分组。数据来自I. Olalde et al., “The Beaker Phenomenon and the Genomic Transformation of Northwest Europe,” *bioRxiv* (2017): doi.org/10.1101/135962一文的修订版。

图17 散点图中的数据来自D. Reich et al., “Reconstructing Indian Population History,” *Nature* 461(2009): 489–94一文中图3的主成分分析结果。原图的横纵坐标都经过了旋转，以便将遗传学和地理学的位置大致对齐。

图18 图中绘出了小麦和大麦农业的地理分布范围及估计年代，相关草图是由傅稻镰（Dorian Fuller）慷慨提供的。此图的西半部分是依据F. Silva and M. Vander Linden, “Amplitude of Travelling Front as Inferred From 14C Predicts Levels of Genetic Admixture Among European Early Farmers,” *Scientifc Reports* 7 (2017): 11985一文中的图2进行绘制的。

图19 图中北美冰盖和海岸线的位置，来自A. S. Dyke, “An Outline of North American Deglaciation with Emphasis on Central and Northern Canada,” *Quaternary Glaciations—Extent and Chronology, Part II: North America,* ed. Jürgen Ehlers and Philip L. Gibbard (Amsterdam: Elsevier,2004), 373–422一文的第380页到383页中的图。欧亚大陆冰原的位置则来自H. Patton et al., “Deglaciation of the Eurasian Ice Sheet Complex,” *Quaternary Science Reviews* 169 (2017):148–72一文的图4。南美冰原和海岸线的位置来自D. J. Meltzer, “The Origins, Antiquity and Dispersal of the First Americans,” in *The Human Past,* 4th Edition, ed. Chris Scarre (London: Thames and Hudson, expected early 2018), 149–71一书中的图5.1。古代西伯利亚的海岸线是用内插法计算得出的。

图20 此图综合了以下两处的信息：D. Reich et al., “Reconstructing Native American Population History,” *Nature* 488 (2012): 370–

74一文中的图2；P. Flegontov et al., “Paleo-Eskimo Genetic Legacy Across North America,” *bioRxiv* (2017): doi.org/10.1101/203018一文中的图5。

图21 此图是根据P. Skoglund et al., “Genetic Evidence for Two Founding Populations of the Americas,” *Nature* 525 (2015): 104–8一文重新绘制的，数据来自该文的图1。

图23 此图中绘出了早期倭 - 卡岱语系、南亚语系和南岛语系人群的可能的迁徙路径，信息来自J. Diamond and P. Bellwood, “Farmers and Their Languages: The First Expansions,” *Science* 300(2003): 597–603一文中的图2。

图24 上图中的古代海岸线近似于A. Cooper and C. Stringer, “Did the Denisovans Cross Wallace's Line?” *Science* 342 (2013): 321–23一文中的地图。

图25 此图是根据P. Skoglund et al., “Reconstructing Prehistoric African Population Structure,” *Cell* 171 (2017): 59–71一文中的图3D制作的。

图26 此图中的非洲语系地理分布近似于M. C. Campbell, J. B. Hirbo, J. P. Townsend, and S. A.Tishkoff, “The Peopling of the African Continent and the Diaspora into the New World,” *Current Opinion in Genetics and Development* 29 (2014): 120–32一文中的图3。此图中同时绘出了可能与班图语系扩张有关的人群迁徙路线，与Campbell et al., “The Peopling of the African Continent”一文中的路径类似，我在绘制过程中也吸取了Scott MacEachern的建议，并综合了后续的一些遗传学上的发现。这些发现指出，热带雨林北部的一次扩张可能并未对当代东非的班图语系人群产生多少遗传贡献，参见G. B. Busby et al., “Admixture into and Within Sub-Saharan Africa,” *eLife* 5 (2016): e15266和E. Patin et al., “Dispersals and Genetic Adaptation of Bantu-Speaking Populations in Africa and North America,” *Science* 356 (2017):543–46。

图27 此图中的数据来自P. Skoglund et al., “Reconstructing Prehistoric African Population Structure,” *Cell* 171 (2017): 59–71一文中的图2B和图2C。

图28 此图是根据M. Karmin et al., “A Recent Bottleneck of Y Chromosome Diversity Coincides with a Global Change in Culture,” *Genome Research* 25 (2015): 459–66一文中的图2改编的，并获得了该文作者的同意。

正文注释

引言

1. Luigi Luca Cavalli-Sforza, Paolo Menozzi, and Alberto Piazza, *The History and Geography of Human Genes* (Princeton, NJ: Princeton University Press, 1994).

2. Luigi Luca Cavalli-Sforza and Francesco Cavalli-Sforza, *The Great Human Diasporas: The History of Diversity and Evolution* (Reading, MA: Addison-Wesley, 1995).

3. N. A. Rosenberg et al., "Genetic Structure of Human Populations," *Science* 298 (2002): 2381–85.

4. P. Menozzi, A. Piazza, and L. L. Cavalli-Sforza, "Synthetic Maps of Human Gene Frequencies in Europeans," *Science* 201 (1978): 786–92; L. L. Cavalli-Sforza, P. Menozzi, and A. Piazza, "Demic Expansions and Human Evolution," *Science* 259 (1993): 639–46.

5. Albert J. Ammerman and Luigi Luca Cavalli-Sforza, *The Neolithic Transition and the Genetics of Populations in Europe* (Princeton, NJ: Princeton University Press, 1984).

6. J. Novembre and M. Stephens, "Interpreting Principal Component Analyses of Spatial Population Genetic Variation," *Nature Genetics* 40 (2008): 646–49.

7. O. François et al., "Principal Component Analysis Under Population Genetic Models of Range Expansion and Admixture," *Molecular Biology and Evolution* 27 (2010): 1257–68.

8. A. Keller et al., "New Insights into the Tyrolean Iceman's Origin and Phenotype as Inferred by Whole-Genome Sequencing," *Nature Communications* 3 (2012): 698; P. Skoglund et al., "Origins and Genetic Legacy of Neolithic Farmers and Hunter-Gatherers in Europe," *Science* 336 (2012): 466–69; I. Lazaridis et al., "Ancient Human Genomes Suggest Three Ancestral Populations for Present-Day Europeans," *Nature* 513 (2014): 409–13.

9. J. K. Pickrell and D. Reich, "Toward a New History and Geography of Human Genes Informed by Ancient DNA," *Trends in Genetics* 30 (2014): 377–89.

10. R. E. Green et al., "A Draft Sequence of the Neandertal Genome," *Science* 328 (2010): 710–22.

11. D. Reich et al., "Genetic History of an Archaic Hominin Group from Denisova Cave in Siberia," *Nature* 468 (2010): 1053–60.

12. M. Rasmussen et al., "Ancient Human Genome Sequence of an Extinct Palaeo-Eskimo," *Nature* 463 (2010): 757–62.

13. W. Haak et al., "Massive Migration from the Steppe Was a Source for Indo-European Languages in Europe," *Nature* 522 (2015): 207–11.

14. M. E. Allentoft et al., "Population Genomics of Bronze Age Eurasia," *Nature* 522 (2015): 167–72.

15. I. Mathieson et al., "Genome-Wide Patterns of Selection in 230 Ancient Eurasians," *Nature* 528 (2015): 499–503.

16. Q. Fu et al., "DNA Analysis of an Early Modern Human from Tianyuan Cave, China," *Proceedings of the National Academy of Sciences of the U.S.A.* 110 (2013): 2223–27.

17. H. Shang et al., "An Early Modern Human from Tianyuan Cave, Zhoukoudian, China," *Proceedings of the National Academy of Sciences of the U.S.A.* 104 (2007): 6573–78.

18. Haak et al., "Massive Migration."

19. I. Lazaridis et al., "Genomic Insights into the Origin of Farming in the Ancient Near East," *Nature* 536 (2016): 419–24.

20. P. Skoglund et al., "Genomic Insights into the Peopling of the Southwest Pacific," *Nature* 538 (2016): 510–13.

21. Lazaridis et al., "Ancient Human Genomes."

22. Pickrell and Reich, "Toward a New History."

01 我们是谁

1. J. D. Watson and F. H. Crick, “Molecular Structure of Nucleic Acids; a Structure for Deoxyribose Nucleic Acid,” *Nature* 171 (1953): 737–38.

2. R. L. Cann, M. Stoneking, and A. C. Wilson, “Mitochondrial DNA and Human Evolution,” *Nature* 325 (1987): 31–36.

3. Cann et al. “Mitochondrial DNA and Human Evolution.”

4. Q. Fu et al., “A Revised Timescale for Human Evolution Based on Ancient Mitochondrial Genomes,” *Current Biology* 23 (2013): 553–59.

5. D. E. Lieberman, B. M. McBratney, and G. Krovitz, “The Evolution and Development of Cranial Form in *Homo sapiens,*” *Proceedings of the National Academy of Sciences of the U.S.A.* 99 (2002): 1134–39. Richter et al., “The Age of the Hominin Fossils from Jebel Irhoud, Morocco, and the Origins of the Middle Stone Age,” *Nature* 546 (2017): 293–96.

6. H. S. Groucutt et al., “Rethinking the Dispersal of *Homo sapiens* Out of Africa,” *Evolutionary Anthropology* 24 (2015): 149–64.

7. C.-J. Kind et al., “The Smile of the Lion Man: Recent Excavations in Stadel Cave (Baden-Württemberg, South-Western Germany)and the Restoration of the Famous Upper Palaeolithic Figurine,” *Quartär* 61 (2014): 129–45.

8. T. Higham et al., “The Timing and Spatiotemporal Patterning of Neanderthal Disappearance,” *Nature* 512 (2014): 306–9.

9. Richard G. Klein and Blake Edgar, *The Dawn of Human Culture* (New York: Wiley, 2002).

10. J. Doebley, “Mapping the Genes That Made Maize,” *Trends in Genetics* 8 (1992): 302–7.

11. S. McBrearty and A. S. Brooks, “The Revolution That Wasn't: A New Interpretation of the Origin of Modern Human Behavior,” *Journal of Human Evolution* 39 (2000): 453–563.

12. C. S. L. Lai et al., “A Forkhead-Domain Gene Is Mutated in a Severe Speech and Language Disorder,” *Nature* 413 (2001): 519–

23.

13. W. Enard et al., "Molecular Evolution of *FOXP2,* a Gene Involved in Speech and Language," *Nature* 418 (2002): 869–72.

14. W. Enard et al., "A Humanized Version of *FOXP2* Affects Cortico-Basal Ganglia Circuits in Mice," *Cell* 137 (2009): 961–71.

15. J. Krause et al., "The Derived *FOXP2* Variant of Modern Humans Was Shared with Neandertals," *Current Biology* 17 (2007): 1908–12.

16. T. Maricic et al., "A Recent Evolutionary Change Affects a Regulatory Element in the Human *FOXP2* Gene," *Molecular Biology and Evolution* 30 (2013): 844–52.

17. S. Pääbo, "The Human Condition—a Molecular Approach," *Cell* 157 (2014): 216–26.

18. R. E. Green et al., "A Draft Sequence of the Neandertal Genome," *Science* 328 (2010): 710–22; K. Prüfer et al., "The Complete Genome Sequence of a Neanderthal from the Altai Mountains," *Nature* (2013): doi:10.1038/nature 1288.

19. R. Lewin, "The Unmasking of Mitochondrial Eve," *Science* 238 (1987): 24–26.

20. A. Kong et al., "A High-Resolution Recombination Map of the Human Genome," *Nature Genetics* 31 (2002): 241–47.

21. "Descent of Elizabeth II from William I," Familypedia, http://familypedia.wikia.com/wiki/Descent_of_Elizabeth_II_from_William_I#Shorter_line_of_descent.

22. S. Mallick et al., "The Simons Genome Diversity Project: 300 Genomes from 142 Diverse Populations," *Nature* 538 (2016): 201–6.

23. Green et al., "Draft Sequence."

24. H. Li and R. Durbin, "Inference of Human Population History from Individual Whole-Genome Sequences," *Nature* 475 (2011): 493–96.

25. 同上。

26. S. Schiffels and R. Durbin, “Inferring Human Population Size and Separation Historyfrom Multiple Genome Sequences,” *Nature Genetics* 46 (2014): 919–25.

27. Mallick et al., “Simons Genome Diversity Project.”

28. I. Gronau et al., “Bayesian Inference of Ancient Human Demography from Individual Genome Sequences,” *Nature Genetics* 43(2011): 1031–34.

29. Mallick et al., “Simons Genome Diversity Project.”

30. P. C. Sabeti et al., “Detecting Recent Positive Selection in the Human Genome from Haplotype Structure,” *Nature* 419 (2002): 832–37; B. F. Voight, S. Kudaravalli, X. Wen, and J. K. Pritchard, “A Map of Recent Positive Selection in the Human Genome,” *PLoS Biology* 4 (2006): e72.

31. K. M. Teshima, G. Coop, and M. Przeworski, “How Reliable Are Empirical Genomic Scans for Selective Sweeps?,” *Genome Research* 16 (2006): 702–12.

32. R. D. Hernandez et al., “Classic Selective Sweeps Were Rare in Recent Human Evolution,” *Science* 331 (2011): 920–24.

33. S. A. Tishkoff et al., “Convergent Adaptation of Human Lactase Persistence in Africa and Europe,” *Nature Genetics* 38 (2006): 31–40.

34. M. C. Turchin et al., “Evidence of Widespread Selection on Standing Variation in Europe at Height-Associated SNPs,” *Nature Genetics* 44 (2012): 1015–19.

35. I. Mathieson et al., “Genome-Wide Patterns of Selection in 230 Ancient Eurasians,” *Nature* 528 (2015): 499–503.

36. Y. Field et al., “Detection of Human Adaptation During the Past 2000 Years,” *Science* 354(2016): 760–64.

37. D. Welter et al., “The NHGRI GWAS Catalog, a Curated Resource of SNP-Trait Associations,” *Nucleic Acids Research* 42(2014):

D1001–6.

38. D. B. Goldstein, "Common Genetic Variation and Human Traits," *New England Journal of Medicine* 360 (2009): 1696–98.

39. A. Okbay et al., "Genome-Wide Association Study Identifies 74 Loci Associated with Educational Attainment," *Nature* 533 (2016): 539–42; M. T. Lo et al., "Genome-WideAnalyses for Personality Traits Identify Six Genomic Loci and Show Correlations with Psychiatric Disorders," *Nature Genetics* 49(2017): 152–56; G. Davies et al., "Genome-Wide Association Study of Cognitive Functions and Educational Attainment in UK Biobank (N＝112 151)," *Molecular Psychiatry* 21 (2016): 758–67.

02 尼安德特人

1. Charles Darwin, *The Descent of Man, and Selection in Relation to Sex* (London: John Murray, 1871).

2. Erik Trinkaus, *The Shanidar Neanderthals* (New York: Academic Press, 1983).

3. D. Radovčić, A. O. Sršen, J. Radovčić, and D. W. Frayer, "Evidence for Neandertal Jewelry: Modifed White-Tailed Eagle Claws at Krapina," *PLoS One* 10 (2015): e0119802.

4. J. Jaubert et al., "Early Neanderthal Constructions Deep in Bruniquel Cave in Southwestern France," *Nature* 534 (2016): 111–14.

5. W. L. Straus and A. J. E. Cave, "Pathology and the Posture of Neanderthal Man," *Quarterly Review of Biology* 32 (1957): 348–63.

6. William Golding, *The Inheritors* (London: Faber and Faber, 1955).

7. Jean M. Auel, *The Clan of the Cave Bear* (New York: Crown, 1980).

8. T. Higham et al., "The Timing and Spatiotemporal Patterning of Neanderthal Disappearance," *Nature* 512 (2014): 306–9.

9. T. Higham et al., "Chronology of the Grotte du Renne (France) and Implications for the Context of Ornaments and Human Remains Within the Châtelperronian," *Proceedings of the National Academy*

of Sciences of the U.S.A.* 107 (2010): 20234–39; O. Bar-Yosef and J.-G. Bordes, "Who Were the Makers of the Châtelperronian Culture?," *Journal of Human Evolution* 59 (2010): 586–93.

10. R. Grün et al., "U-series and ESR Analyses of Bones and Teeth Relating to the Human Burials from Skhul," *Journal of Human Evolution* 49 (2005): 316–34.

11. H. Valladas et al., "Thermo-Luminescence Dates for the Neanderthal Burial Site at Kebara in Israel," *Nature* 330 (1987): 159–60.

12. E. Trinkaus et al., "An Early Modern Human from the Peştera cu Oase, Romania," *Proceedings of the National Academy of Sciences of the U.S.A.* 100 (2003): 11231–36.

13. M. Krings et al., "Neandertal DNA Sequences and the Origin of Modern Humans," *Cell* 90(1997): 19–30.

14. C. Posth et al., "Deeply Divergent Archaic Mitochondrial Genome Provides Lower Time Boundary for African Gene Flow into Neanderthals," *Nature Communications* 8(2017): 16046.

15. Krings et al., "Neandertal DNA Sequences."

16. M. Currat and L. Excoffer, "Modern Humans Did Not Admix with Neanderthals During Their Range Expansion into Europe," *PLoS Biology* 2 (2004): e421; D. Serre et al., "No Evidence of Neandertal mtDNA Contribution to Early Modern Humans," *PLoS Biology* 2 (2004):e57; M. Nordborg, "On the Probability of Neanderthal Ancestry," *American Journal of Human Genetics* 63 (1998): 1237–40.

17. R. E. Green et al., "Analysis of One Million Base Pairs of Neanderthal DNA," *Nature* 444(2006): 330–36.

18. J. D. Wall and S. K. Kim, "Inconsistencies in Neanderthal Genomic DNA Sequences," *PLoS Genetics* 3 (2007): 1862–66.

19. Krings et al., "Neandertal DNA Sequences."

20. S. Sankararaman et al., "The Date of Interbreeding Between Neandertals and Modern Humans," *PLoS Genetics* 8

(2012):e1002947.

21. P. Moorjani et al., “A Genetic Method for Dating Ancient Genomes Provides a Direct Estimate of Human Generation Interval in the Last 45,000 Years,” *Proceedings of the National Academy of Sciences of the U.S.A.*113 (2016): 5652–7.

22. G. Coop, “Thoughts On: The Date of Interbreeding Between Neandertals and Modern Humans,” *Haldane's Sieve,*September 18, 2012.

23. K. Prüfer et al., “The Complete Genome Sequence of a Neanderthal from the Altai Mountains,” *Nature* (2013): doi: 10.1038/nature 12886.

24. 同上。

25. K. Prüfer et al., “The Complete Genome Sequence of a Neanderthal from the Altai Mountains,” *Nature* (2013): doi: 10.1038/nature 12886; M. Meyer et al., “A High-Coverage Genome Sequence from anArchaic Denisovan Individual,” *Science* 338(2012): 222–26; J. D. Wall et al., “Higher Levels of Neanderthal Ancestry in East Asians Than in Europeans,” *Genetics* 194(2013): 199–209.

26. Q. Fu et al., “The Genetic History of Ice Age Europe,” *Nature* 534 (2016): 200–5.

27. I. Lazaridis et al., “Genomic Insights into the Origin of Farming in the Ancient Near East,” *Nature* 536 (2016): 419–24.

28. Trinkaus et al., “An Early Modern Human.”

29. Q. Fu et al., “An Early Modern Human from Romania with a Recent Neanderthal Ancestor,” *Nature* 524 (2015): 216–19.

30. N. Teyssandier, F. Bon, and J.-G. Bordes, “Within Projectile Range: Some Thoughts on the Appearance of the Aurignacian in Europe,” *Journal of Anthropological Research* 66 (2010): 209–29; P. Mellars, “Archeology and the Dispersal of Modern Humans in Europe: Deconstructing the ‘Aurignacian,’ ” *Evolutionary Anthropology* 15 (2006): 167–82.

31. M. Currat and L. Excoffier, “Strong Reproductive Isolation

Between Humans and Neanderthals Inferred from Observed Patterns of Introgression," *Proceedings of the National Academy of Sciences of the U.S.A.* 108(2011): 15129–34.

32. S. Sankararaman et al., "The Genomic Landscape of Neanderthal Ancestry in Present-Day Humans," *Nature* 507(2014): 354–57; B. Vernot and J. M. Akey, "Resurrecting Surviving Neandertal Lineages from Modern Human Genomes," *Science* 343 (2014): 1017-21.

33. N. Patterson et al., "Genetic Evidence for Complex Speciation of Humans and Chimpanzees," *Nature* 441 (2006): 1103–8.

34. N. Patterson et al., "Genetic Evidence for Complex Speciation of Humans and Chimpanzees," *Nature* 441 (2006): 1103–8; R. Burgess and Z. Yang, "Estimation of Hominoid Ancestral Population Sizes Under Bayesian Coalescent Models Incorporating Mutation Rate Variation and Sequencing Errors," *Molecular Biology and Evolution* 25(2008): 1975–94.

35. J. A. Coyne and H. A. Orr, "Two Rules of Speciation," in *Speciation and Its Consequences*, ed. Daniel Otte and John A. Endler (Sunderland, MA: Sinauer Associates, 1989), 180–207.

36. P. K. Tucker et al., "Abrupt Cline for Sex-Chromosomes in a Hybrid Zone Between Two Species of Mice," *Evolution* 46 (1992): 1146–63.

37. H. Li and R. Durbin, "Inference of Human Population History from Individual Whole-Genome Sequences," *Nature* 475 (2011): 493–96.

38. T. Mailund et al., "A New Isolation with Migration Model Along Complete Genomes Infers Very Different Divergence Processes Among Closely Related Great Ape Species," *PLoS Genetics* 8 (2012): e1003125.

39. J. Y. Dutheil et al., "Strong Selective Sweeps on the X Chromosome in the Human-Chimpanzee Ancestor Explain Its Low Divergence," *PLoS Genetics* 11 (2015):e1005451.

40. Sankararaman et al., "Genomic Landscape"; B. Jégou et al., "Meiotic Genes Are Enriched in Regions of Reduced Archaic Ancestry," *Molecular Biology and Evolution* 34 (2017): 1974–80.

41. Q. Fu et al., "Ice Age Europe."

42. I. Juric, S. Aeschbacher, and G. Coop, "The Strength of Selection Against Neanderthal Introgression," *PLoS Genetics* 12 (2016):e1006340; K. Harris and R. Nielsen, "The Genetic Cost of Neanderthal Introgression," *Genetics* 203 (2016): 881–91.

43. G. Bhatia et al., "Genome-Wide Scan of 29,141 African Americans Finds No Evidence of Directional Selection Since Admixture," *American Journal of Human Genetics* 95(2014): 437–44.

44. Johann G. Fichte, *Grundlage der gesamten Wissenschaftslehre* (Jena, Germany: Gabler, 1794).

03　丹尼索瓦人

1. J. Krause et al., "Neanderthals in Central Asia and Siberia," *Nature* 449 (2007): 902–4.

2. J. Krause et al., "The Complete Mitochondrial DNA Genome of an Unknown Hominin from Southern Siberia," *Nature* 464 (2010): 894-97.

3. C. Posth et al., "Deeply Divergent Archaic Mitochondrial Genome Provides Lower Time Boundary for African Gene Flow into Neanderthals," *Nature Communications* 8(2017): 16046.

4. Krause et al., "Unknown Hominin."

5. D. Reich et al., "Genetic History of an Archaic Hominin Group from Denisova Cave in Siberia," *Nature* 468 (2010): 1053–60.

6. K. Prüfer et al., "The Complete Genome Sequence of a Neanderthal from the Altai Mountains," *Nature* (2013): doi: 10.1038/nature 12886.

7. Jerry A. Coyne and H. Allen Orr, *Speciation* (Sunderland, MA: Sinauer Associates, 2004).

8. S. Sankararaman, S. Mallick, N. Patterson, and D. Reich, "The

Combined Landscape of Denisovan and Neanderthal Ancestry in Present-Day Humans," *Current Biology* 26(2016): 1241–47.

9. P. Moorjani et al., "A Genetic Method for Dating Ancient Genomes Provides a Direct Estimate of Human Generation Interval in the Last 45,000 Years," *Proceedings of the National Academy of Sciences of the U.S.A.*113 (2016): 5652–7.

10. Sankararaman et al., "Combined Landscape."

11. D. Reich et al., "Denisova Admixture and the First Modern Human Dispersals into Southeast Asia and Oceania," *American Journal of Human Genetics* 89 (2011): 516–28.

12. Q. Fu et al., "DNA Analysis of an Early Modern Human from Tianyuan Cave, China," *Proceedings of the National Academy of Sciences of the U.S.A.* 110 (2013): 2223–27; M. Yang et al., "40,000-Year-Old Individual from Asia Provides Insight into Early Population Structure in Eurasia," *Current Biology* 27(2017): 3202–8.

13. Prüfer et al., "Complete Genome."

14. C. B. Stringer and I. Barnes, "Deciphering the Denisovans," *Proceedings of the National Academy of Sciences of the U.S.A.* 112(2015): 15542–43.

15. G. A. Wagner et al., "Radiometric Dating of the Type-Site for *Homo Heidelbergensis* at Mauer, Germany," *Proceedings of the National Academy of Sciences of the U.S.A.*107 (2010): 19726–30.

16. C. Stringer, "The Status of *Homo heidelbergensis* (Schoetensack 1908)," *Evolutionary Anthropology* 21 (2012): 101–7.

17. A. Brumm et al., "Age and Context of theOldest Known Hominin Fossils from Flores," *Nature* 534 (2016): 249–53.

18. Reich et al., "Denisova Admixture."

19. Prüfer et al., "Complete Genome."

20. Prüfer et al., "Complete Genome"; Sankararaman et al., "Combined Landscape."

21. E. Huerta-Sánchez et al., "Altitude Adaptation in Tibetans Caused by Introgression of Denisovan-like DNA," *Nature* 512 (2014): 194–97.

22. F. H. Chen et al., "Agriculture Facilitated Permanent Human Occupation of the Tibetan Plateau After 3600 B. P.," *Science* 347 (2015): 248–50.

23. S. Sankararaman et al., "The Genomic Landscape of Neanderthal Ancestry in Present-Day Humans," *Nature* 507(2014): 354–57; B. Vernot and J. M. Akey, "Resurrecting Surviving Neandertal Lineages from Modern Human Genomes," *Science* 343 (2014): 1017–21.

24. Prüfer et al., "Complete Genome."

25. G. P. Rightmire, "*Homo erectus* and Middle Pleistocene Hominins: Brain Size, Skull Form, and Species Recognition," *Journal of Human Evolution* 65 (2013): 223–52.

26. M. Martinón-Torres et al., "Dental Evidence on the Hominin Dispersals During the Pleistocene," *Proceedings of the National Academy of Sciences of the U.S.A.* 104(2007): 13279–82; M. Martinón-Torres, R. Dennell, and J. M. B. de Castro, "The Denisova Hominin Need Not Be an Out of Africa Story," *Journal of Human Evolution* 60 (2011): 251–55; J. M. B. de Castro and M. Martinón-Torres, "A New Model for the Evolution of the Human Pleistocene Populations of Europe," *Quaternary International* 295 (2013): 102–12.

27. De Castro and Martinón-Torres, "A New Model."

28. J. L. Arsuaga et al., "Neandertal Roots: Cranial and Chronological Evidence from Sima de los Huesos," *Science* 344 (2014): 1358–63; M. Meyer et al., "A Mitochondrial Genome Sequence of a Hominin from Sima de los Huesos," *Nature* 505 (2014): 403–6.

29. M. Meyer et al., "Nuclear DNA Sequences from the Middle Pleistocene Sima de los Huesos Hominins," *Nature* 531 (2016): 504–7.

30. Meyer et al., “A Mitochondrial Genome”; Meyer et al., “Nuclear DNA Sequences.”

31. Krause et al., “Unknown Hominin”; Reich et al., “Genetic History.”

32. Posth et al., “Deeply Divergent Archaic.”

33. 同上。

34. Prüfer et al., “Complete Genome.”

35. S. McBrearty and A. S. Brooks, “The Revolution That Wasn't: A New Interpretation of the Origin of Modern Human Behavior,” *Journal of Human Evolution* 39 (2000): 453–563.

36. M. Kuhlwilm et al., “Ancient Gene Flow from Early Modern Humans into Eastern Neanderthals,” *Nature* 530 (2016): 429–33.

04 “幽灵人群”

1. Charles R. Darwin, *On the Origin of Species by Means of Natural Selection, or the Preservation of Favoured Races in the Struggle for Life* (London: John Murray, 1859).

2. C. Becquet et al., “Genetic Structure of Chimpanzee Populations,” *PLoS Genetics* 3(2007): e66.

3. R. E. Green et al., “A Draft Sequence of the Neandertal Genome,” *Science* 328 (2010): 710–22.

4. N. J. Patterson et al., “Ancient Admixture in Human History,” *Genetics* 192 (2012): 1065–93.

5. Ernst Mayr, *Systematics and the Origin of Species from the Viewpoint of a Zoologist* (New York: Columbia University Press, 1942).

6. J. K. Pickrell and D. Reich, “Toward a New History and Geography of Human Genes Informed by Ancient DNA,” *Trends in Genetics* 30 (2014): 377–89.

7. A. R. Templeton, “Biological Races in Humans,” *Studies in History and Philosophy of Biological and Biomedical Science* 44 (2013): 262–71.

8. M. Raghavan et al., “Upper Palaeolithic Siberian Genome Reveals

Dual Ancestry of Native Americans," *Nature* 505 (2014): 87–91.

9. I. Lazaridis et al., "Ancient Human Genomes Suggest Three Ancestral Populations for Present-Day Europeans," *Nature* 513 (2014): 409–13.

10. I. Lazaridis et al., "Genomic Insights into the Origin of Farming in the Ancient Near East," *Nature* 536 (2016): 419–24.

11. 同上。

12. F. Broushaki et al., "Early Neolithic Genomes from the Eastern Fertile Crescent," *Science* 353 (2016): 499–503; E. R. Jones et al., "Upper Palaeolithic Genomes Reveal Deep Roots of Modern Eurasians," *Nature Communications* 6 (2015): 8912.

13. B. M. Henn et al., "Genomic Ancestry of North Africans Supports Back-to-Africa Migrations," *PLoS Genetics* 8 (2012): e1002397.

14. Lazaridis et al., "Genomic Insights."

15. O. Bar-Yosef, "Pleistocene Connections Between Africa and Southwest Asia: An Archaeological Perspective," *African Archaeological Review* 5 (1987): 29–38.

16. Lazaridis et al., "Genomic Insights."

17. Lazaridis et al., "Ancient Human Genomes."

18. Q. Fu et al., "The Genetic History of Ice Age Europe," *Nature* 534 (2016): 200–5.

19. Q. Fu et al., "Genome Sequence of a 45,000-Year-Old Modern Human from Western Siberia," *Nature* 514 (2014): 445–49.

20. Q. Fu et al., "An Early Modern Human from Romania with a Recent Neanderthal Ancestor," *Nature* 524 (2015): 216–19.

21. F. G. Fedele, B. Giaccio, and I. Hajdas, "Timescales and Cultural Process at 40,000 BP in the Light of the Campanian Ignimbrite Eruption, Western Eurasia," *Journal of Human Evolution* 55 (2008): 834–57; A. Costa et al., "Quantifying Volcanic Ash Dispersal and Impact of the Campanian Ignimbrite Super-Eruption," *Geophysical Research Letters* 39(2012): L10310.

22. Fedele et al., "Timescales and Cultural Process."

23. A. Seguin-Orlando et al., "Genomic Structure in Europeans Dating Back at Least 36,200 Years," *Science* 346 (2014): 1113–18.

24. Fu et al., "Ice Age Europe."

25. Andreas Maier, *The Central European Magdalenian: Regional Diversity and Internal Variability* (Dordrecht, The Netherlands: Springer, 2015).

26. Fu et al., "Ice Age Europe."

27. N. A. Rosenberg et al., "Clines, Clusters, andthe Effect of Study Design on the Inference of Human Population Structure," *PLoS Genetics* 1 (2005): e70; G. Coop et al., "The Role of Geography in Human Adaptation," *PLoS Genetics* 5 (2009): e1000500.

28. Q. Fu et al., "DNA Analysis of an Early Modern Human from Tianyuan Cave, China," *Proceedings of the National Academy of Sciences of the U.S.A.* 110 (2013): 2223–27.

29. Fu et al., "Recent Neanderthal Ancestor"; W. Haak et al., "Massive Migration from the Steppe Was a Source for Indo-European Languages in Europe," *Nature* 522 (2015): 207–11.

30. R. Pinhasi et al., "Optimal Ancient DNA Yields from the Inner Ear Part of the Human Petrous Bone," *PLoS One* 10 (2015): e0129102.

31. Lazaridis et al., "Genomic Insights."

32. Lazaridis et al., "Genomic Insights"; Broushaki et al., "Early Neolithic Genomes."

33. I. Olalde et al., "Derived Immune and Ancestral Pigmentation Alleles in a 7,000-Year-Old Mesolithic European," *Nature* 507 (2014): 225–28.

34. I. Mathieson et al., "Genome-Wide Patterns of Selection in 230 Ancient Eurasians," *Nature* 528 (2015): 499–503.

35. I. Mathieson et al., "The Genomic History of Southeastern Europe," *bioRxiv* (2017): doi.org/10.1101/135616.

36. Haak et al., "Massive Migration"; M. E. Allentoft et al.,

"Population Genomics of Bronze Age Eurasia," *Nature* 522 (2015): 167–72.

37. Templeton, "Biological Races."

05　现代欧洲的形成

1. B. Bramanti et al., "Genetic Discontinuity Between Local Hunter-Gatherers and Central Europe's First Farmers," *Science* 326 (2009): 137–40.

2. A. Keller et al., "New Insights into the Tyrolean Iceman's Origin and Phenotype as Inferred by Whole-Genome Sequencing," *Nature Communications* 3 (2012): 698.

3. W. Muller et al., "Origin and Migration of the Alpine Iceman," *Science* 302 (2003): 862–66.

4. P. Skoglund et al., "Origins and Genetic Legacy of Neolithic Farmers and Hunter-Gatherers in Europe," *Science* 336 (2012): 466–69.

5. Albert J. Ammerman and Luigi Luca Cavalli-Sforza, *The Neolithic Transition and the Genetics of Populations in Europe* (Princeton, NJ: Princeton University Press, 1984).

6. N. J. Patterson et al., "Ancient Admixture in Human History," *Genetics* 192 (2012): 1065–93.

7. M. Raghavan et al., "Upper Palaeolithic Siberian Genome Reveals Dual Ancestry of Native Americans," *Nature* (2013): doi:10.1038/nature12736.

8. I. Lazaridis et al., "Ancient Human Genomes Suggest Three Ancestral Populations for Present-Day Europeans," *Nature* 513 (2014): 409–13.

9. C. Gamba et al., "Genome Flux and Stasis in a Five Millennium Transect of European Prehistory," *Nature Communications* 5 (2014): 5257; M. E. Allentoft et al., "Population Genomics of Bronze Age Eurasia," *Nature* 522 (2015): 167–72; W. Haak et al., "Massive Migration from the Steppe Was a Source for Indo-European Languages in Europe," *Nature* 522 (2015): 207–11; I.

Mathieson et al., "Genome-Wide Patterns of Selection in 230 Ancient Eurasians," *Nature* 528 (2015): 499–503.

10. Luigi Luca Cavalli-Sforza, Paolo Menozzi, and Alberto Piazza, *The History and Geography of Human Genes* (Princeton, NJ: Princeton University Press, 1994).

11. Haak et al., "Massive Migration"; Mathieson et al., "Genome-Wide Patterns."

12. Q. Fu et al., "The Genetic History of Ice Age Europe," *Nature* 534 (2016): 200–5.

13. I. Mathieson, "The Genomic History of Southeastern Europe," *bioRxiv* (2017): doi.org/10.1101/135616.

14. K. Douka et al., "Dating Knossos and the Arrival of the Earliest Neolithic in the Southern Aegean," *Antiquity* 91 (2017): 304–21.

15. Haak et al., "Massive Migration"; M. Lipson et al., "Parallel Palaeogenomic Transects Reveal Complex Genetic History of Early European Farmers," *Nature* 551 (2017): 368–72.

16. Colin Renfrew, *Before Civilization: The Radiocarbon Revolution and Prehistoric Europe* (London: Jonathan Cape, 1973).

17. Marija Gimbutas, *The Prehistory of Eastern Europe, Part I: Mesolithic, Neolithic and Copper Age Cultures in Russia and the Baltic Area* (American School of Prehistoric Research, Harvard University, Bulletin No. 20)(Cambridge, MA: Peabody Museum, 1956).

18. David W. Anthony, *The Horse, the Wheel, and Language: How Bronze-Age Riders from the Eurasian Steppes Shaped the Modern World* (Princeton, NJ: Princeton University Press, 2007).

19. 同上。

20. 同上。

21. Haak et al., "Massive Migration."

22. Haak et al., "Massive Migration"; I. Lazaridis et al., "Genomic Insights into the Origin of Farming in the Ancient Near East," *Nature* 536 (2016): 419–24.

23. M. Ivanova, “Kaukasus Und Orient: Die Entstehung des ‘Maikop-Phänomens’ im 4. Jahrtausend v. Chr.,” *Praehistorische Zeitschrift* 87 (2012): 1–28.

24. Haak et al., “Massive Migration”; Allentoft et al., “Bronze Age Eurasia.”

25. 同上。

26. G. Kossinna, “Die Deutsche Ostmark: Ein Heimatboden der Germanen,” *Berlin* (1919).

27. B. Arnold, “The Past as Propaganda: Totalitarian Archaeology in Nazi Germany,” *Antiquity* 64 (1990): 464–78.

28. H. Härke, “The Debate on Migration and Identity in Europe,” *Antiquity* 78 (2004): 453–56.

29. V. Heyd, “Kossinna's Smile,” *Antiquity* 91 (2017): 348–59; M. Vander Linden, “Population History in Third-Millennium-BC Europe: Assessing the Contribution of Genetics,” *World Archaeology* 48 (2016): 714–28; N. N. Johannsen, G. Larson, D. J. Meltzer, and M. Vander Linden, “A Composite Window into Human History,” *Science* 356(2017): 1118–20.

30. Vere Gordon Childe, *The Aryans: A Study of Indo-European Origins* (London and New York: K. Paul, Trench, Trubner and Co. and Alfred A. Knopf, 1926).

31. Härke, “Debate on Migration and Identity.”

32. Peter Bellwood, *First Migrants: Ancient Migration in Global Perspective* (Chichester, West Sussex, UK / Malden, MA: Wiley-Blackwell, 2013).

33. Colin McEvedy and Richard Jones, *Atlas of World Population History* (Harmondsworth, Middlesex, UK: Penguin, 1978).

34. K. Kristiansen, “The Bronze Age Expansion of Indo-European Languages: An Archaeological Model,” in *Becoming European: The Transformation of Third Millennium Northern and Western Europe*, ed. Christopher Prescott and Håkon Glørstad (Oxford: Oxbow Books, 2011), 165–81.

35. S. Rasmussen et al., “Early Divergent Strains of *Yersinia pestis* in Eurasia 5,000 Years Ago,” *Cell* 163 (2015): 571–82.

36. A. P. Fitzpatrick, *The Amesbury Archer and the Boscombe Bowmen: Bell Beaker Burials at Boscombe Down, Amesbury, Wiltshire* (Salisbury, UK: Wessex Archaeology Reports, 2011).

37. I. Olalde et al., “The Beaker Phenomenon and the Genomic Transformation of Northwest Europe,” *bioRxiv* (2017): doi.org/10.1101/135962.

38. L. M. Cassidy et al., “Neolithic and Bronze Age Migration to Ireland and Establishment of the Insular Atlantic Genome,” *Proceedings of the National Academy of Sciences of the U.S.A.* 113 (2016): 368–73.

39. Colin Renfrew, *Archaeology and Language: The Puzzle of Indo-European Origins* (Cambridge: Cambridge University Press, 1997).

40. 同上。

41. P. Bellwood, “Human Migrations and the Histories of Major Language Families,” in *The Global Prehistory of Human Migration* (Chichester, UK, and Malden, MA: Wiley-Blackwell, 2013), 87–95.

42. Renfrew, *Archaeology and Language*; Peter Bellwood, *First Farmers: The Origins of Agricultural Societies* (Malden, MA: Blackwell, 2005).

43. Haak et al., “Massive Migration”; Allentoft et al., “Bronze Age Eurasia.”

44. D. W. Anthony and D. Ringe, “The Indo-European Homeland from Linguistic and Archaeological Perspectives,” *Annual Review of Linguistics* 1 (2015): 199–219.

45. Léon Poliakov, *The Aryan Myth: A History of Racist and Nationalist Ideas in Europe* (New York: Basic Books, 1974).

06 碰撞中诞生的印度

1. *The Rigveda,* trans. Stephanie W. Jamison and Joel P. Brereton (Oxford: Oxford University Press, 2014), hymns 1.33, 1.53, 2.12, 3.30,3.34, 4.16, and 4.28.

2. M. Witzel, "Early Indian History: Linguistic and Textual Parameters," in *The Indo-Aryans of Ancient South Asia: Language, Material Culture and Ethnicity,* ed. George Erdosy (Berlin: Walter de Gruyter, 1995), 85–125.

3. Rita P. Wright, *The Ancient Indus: Urbanism, Economy, and Society* (Cambridge: Cambridge University Press, 2010); Gregory L. Possehl,*The Indus Civilization: A Contemporary Perspective* (Lanham, MD: AltaMira Press, 2002).

4. 同上。

5. Asko Parpola, *Deciphering the Indus Script* (Cambridge: Cambridge University Press, 1994); S. Farmer, R. Sproat, and M. Witzel, "The Collapse of the Indus-Script Thesis: The Myth of a Literate Harappan Civilization," *Electronic Journal of Vedic Studies* 11 (2004): 19–57.

6. Richard H. Meadow, ed., *Harappa Excavations 1986–1990: A Multidisciplinary Approach to Third Millennium Urbanism* (Madison, WI: Prehistory Press, 1991); A. Lawler, "Indus Collapse: The End or the Beginning of an Asian Culture?," *Science* 320 (2008): 1281–83.

7. Jaan Puhvel, *Comparative Mythology* (Baltimore: Johns Hopkins University Press, 1987).

8. Wright, *The Ancient Indus;* Possehl, *The Indus Civilization.*

9. Alfred Rosenberg, *The Myth of the Twentieth Century: An Evaluation of the Spiritual-Intellectual Confrontations of Our Age,* trans. Vivian Bird (Torrance, CA: Noontide Press, 1982).

10. Léon Poliakov, *The Aryan Myth: A History of Racist and Nationalist Ideas in Europe* (New York: Basic Books, 1974).

11. B. Arnold, "The Past as Propaganda: Totalitarian Archaeology in Nazi Germany," *Antiquity* 64 (1990): 464–78.

12. Bryan Ward-Perkis, *The Fall of Rome and the End of Civilization* (Oxford: Oxford University Press, 2005).

13. Peter Bellwood, *First Farmers: The Origins of Agricultural Societies*

(Malden, MA: Blackwell, 2005).

14. 同上。

15. M. Witzel, “Substrate Languages in Old Indo-Aryan (Rgvedic, Middle and Late Vedic),” *Electronic Journal of Vedic Studies* 5 (1999): 1–67.

16. K. Thangaraj et al., “Reconstructing the Origin of Andaman Islanders,” *Science* 308(2005): 996; K. Thangaraj et al., “*In situ* Origin of Deep Rooting Lineages of Mitochondrial Macrohaplogroup ‘M’ in India,” *BMC Genomics* 7 (2006): 151.

17. R. S. Wells et al., “The Eurasian Heartland: A Continental Perspective on Y-chromosome Diversity,” *Proceedings of the National Academy of Sciences of the U.S.A.* 98(2001): 10244–49; M. Bamshad et al., “Genetic Evidence on the Origins of Indian Caste Populations,” *Genome Research* 11 (2001): 994–1004; I. Thanseem et al., “Genetic Affinities Among the Lower Castes and Tribal Groups of India: Inference from Y Chromosome and Mitochondrial DNA,” *BMC Genetics* 7 (2006): 42.

18. Thangaraj et al., “Andaman Islanders.”

19. D. Reich et al., “Reconstructing Indian Population History,” *Nature* 461 (2009): 489–94.

20. R. E. Green et al., “A Draft Sequence of the Neandertal Genome,” *Science* 328 (2010): 710–22.

21. Thangaraj et al., “Deep Rooting Lineages.”

22. Reich et al., “Reconstructing Indian Population History”; P. Moorjani et al., “Genetic Evidence for Recent Population Mixture in India,” *American Journal of Human Genetics* 93 (2013): 422–38.

23. 同上。

24. Irawati Karve, *Hindu Society—An Interpretation* (Pune, India: Deccan College Post Graduate and Research Institute, 1961).

25. P. A. Underhill et al., “The Phylogenetic and Geographic Structure of Y-Chromosome Haplogroup R1a,” *European Journal of Human*

Genetics 23 (2015): 124–31.

26. S. Perur, “The Origins of Indians: What Our Genes Are Telling Us,” *Fountain Ink,*December 3, 2013.

27. K. Bryc et al., “The Genetic Ancestry ofAfrican Americans, Latinos, and European Americans Across the United States,” *American Journal of Human Genetics* 96(2015): 37–53.

28. L. G. Carvajal-Carmona et al., “Strong Amerind/White Sex Bias and a Possible Sephardic Contribution Among the Founders of a Population in Northwest Colombia,” *American Journal of Human Genetics* 67 (2000): 1287–95; G. Bedoya et al., “Admixture Dynamics in Hispanics: A Shift in the Nuclear Genetic Ancestry of a South American Population Isolate,” *Proceedings of the National Academy of Sciences of the U.S.A.* 103 (2006): 7234–39.

29. Moorjani et al., “Recent Population Mixture.”

30. 同上。

31. Romila Thapar, *Early India: From the Origins to AD 1300* (Berkeley: University of California Press, 2002); Karve, *Hindu Society;* Susan Bayly, *Caste, Society and Politics in India from the Eighteenth Century to the Modern Age* (Cambridge: Cambridge University Press, 1999); M. N. Srinivas, *Caste in Modern India and Other Essays* (Bombay: Asia Publishing House, 1962); Louis Dumont, *Homo Hierarchicus: The Caste System and Its Implications* (Chicago: University of Chicago Press, 1980).

32. Kumar Suresh Singh, *People of India: An Introduction* (People of India National Series)(New Delhi: Oxford University Press, 2002); K. C. Malhotra and T. S. Vasulu, “Structure of Human Populations in India,” in *Human Population Genetics: A Centennial Tribute to J. B. S. Haldane,* ed. Partha P. Majumder (New York: Plenum Press, 1993), 207–34.

33. Karve, “Hindu Society.”

34. 同上。

35. Nicholas B. Dirks, *Castes of Mind: Colonialism and the Making of*

Modern India (Princeton, NJ: Princeton University Press, 2001); N. Boivin, "Anthropological, Historical, Archaeological and Genetic Perspectives on the Origins of Caste in South Asia," in *The Evolution and History of Human Populations in South Asia,* ed. Michael D. Petraglia and Bridget Allchin (Dordrecht, The Netherlands: Springer, 2007), 341–62.

36. Reich et al., "Reconstructing Indian Population History."

37. M. Arcos-Burgos and M. Muenke, "Genetics of Population Isolates," *Clinical Genetics* 61(2002): 233–47.

38. N. Nakatsuka et al., "The Promise of Discovering Population-Specific Disease-Associated Genes in South Asia," *Nature Genetics* 49 (2017): 1403–7.

39. Reich et al., "Reconstructing Indian PopulationHistory."

40. I. Manoharan et al., "Naturally Occurring Mutation Leu307Pro of Human Butyr ylcho lines teras e in the Vysya Community of India," *Pharmacogenetics and Genomics* 16 (2006): 461–68.

41. A. E. Raz, "Can Population-Based Carrier Screening Be Left to the Community?," *Journal of Genetic Counseling* 18 (2009): 114–18.

42. I. Lazaridis et al., "Genomic Insights into the Origin of Farming in the Ancient Near East," *Nature* 536 (2016): 419–24; F. Broushaki et al., "Early Neolithic Genomes from the Eastern Fertile Crescent," *Science* 353 (2016): 499–503.

43. 同上。

44. Lazaridis et al., "Genomic Insights."

45. 大卫·赖克实验室未发表的结果。

07　追寻美洲原住民的祖先

1. Betty Mindlin, *Unwritten Stories of the Suruí Indians of Rondônia* (Austin: Institute of Latin American Studies; distributed by the University of Texas Press, 1995).

2. D. Reich et al., "Reconstructing Native American Population History," *Nature* 488(2012): 370–74.

3. P. Skoglund et al., “Genetic Evidence for Two Founding Populations of the Americas,” *Nature* 525 (2015): 104–8.

4. P. D. Heintzman et al., “Bison Phylogeography Constrains Dispersal and Viability of the Ice Free Corridor in Western Canada,” *Proceedings of the National Academy of Sciences of the U.S.A.* 113 (2016): 8057–63; M. W. Pedersen et al., “Postglacial Viabilityand Colonization in North America's Ice-Free Corridor,” *Nature* 537 (2016): 45–49.

5. José de Acosta, *Historia Natural y Moral de las Indias: En que se Tratan las Cosas Notables del Cielo y Elementos, Metales, Plantas y Animales de Ellas y los Ritos, Ceremonias, Leyes y Gobierno y Guerras de los Indios* (Seville: Juan de León, 1590).

6. David J. Meltzer, *First Peoples in a New World: Colonizing Ice Age America* (Berkeley: University of California Press, 2009).

7. J. H. Greenberg, C. G. Turner II, and S. L. Zegura, “The Settlement of the Americas: A Comparison of the Linguistic, Dental, and Genetic Evidence,” *Current Anthropology* 27(1986): 477–97.

8. P. Forster, R. Harding, A. Torroni, and H.-J. Bandelt, “Origin and Evolution of Native American mtDNA Variation: A Reappraisal,” *American Journal of Human Genetics* 59(1996): 935–45; E. Tamm et al., “Beringian Standstill and Spread of Native American Founders,” *PloS One* 2 (2017): e829.

9. T. D. Dillehay et al., “Monte Verde: Seaweed, Food, Medicine, and the Peopling of South America,” *Science* 320 (2008): 784–86.

10. D. L. Jenkins et al., “Clovis Age Western Stemmed Projectile Points and Human Coprolites at the Paisley Caves,” *Science* 337 (2012): 223–28.

11. M. Rasmussen et al., “The Genome of a Late Pleistocene Human from a Clovis Burial Site in Western Montana,” *Nature* 506 (2014): 225–29.

12. Povos Indígenas No Brasil, “Karitiana: Biopiracy and the Unauthorized Collection of Biomedical Samples.”

13. N. A. Garrison and M. K. Cho, "Awareness and Acceptable Practices: IRB and Researcher Reflections on the Havasupai Lawsuit," *AJOB Primary Research* 4 (2013): 55–63; A. Harmon, "Indian Tribe Wins Fight to Limit Research of Its DNA," *New York Times,*April 21, 2010.

14. Ronald P. Maldonado, "Key Points for University Researchers When Considering a Research Project with the Navajo Nation."

15. Rebecca Skloot, *The Immortal Life of Henrietta Lacks* (New York: Crown, 2010).

16. B. L. Shelton, "Consent and Consultation in Genetic Research on American Indians and Alaska Natives."

17. R. R. Sharp and M. W. Foster, "Involving Study Populations in the Review of Genetic Research," *Journal of Law, Medicine and Ethics* 28 (2000): 41–51; International HapMap Consortium, "The International HapMap Project," *Nature* 426 (2003): 789–96.

18. T. Egan, "Tribe Stops Study of Bones That Challenge History," *New York Times,*September 30, 1996; Douglas W. Owsley and Richard L. Jantz, *Kennewick Man: The Scientific Investigation of an Ancient American Skeleton* (College Station: Texas A& M University Press, 2014); D. J. Meltzer, "Kennewick Man: Coming to Closure," *Antiquity* 348 (2015): 1485–93.

19. M. Rasmussen et al., "The Ancestry and Affiliations of Kennewick Man," *Nature* 523(2015): 455–58.

20. 同上。

21. J. Lindo et al., "Ancient Individuals from the North American Northwest Coast Reveal 10,000 Years of Regional Genetic Continuity," *Proceedings of the National Academy of Sciences of the U.S.A.* 114 (2017): 4093–98.

22. Samuel J. Redman, *Bone Rooms: From Scientific Racism to Human Prehistory in Museums* (Cambridge, MA, and London: Harvard University Press, 2016).

23. M. Rasmussen et al., "An Aboriginal Australian Genome Reveals

Separate Human Dispersals into Asia," *Science* 334 (2011): 94–98.

24. Rasmussen et al., "Genome of a Late Pleistocene Human."

25. Rasmussen et al., "Ancestry and Affliations of Kennewick Man."

26. A. S. Malaspinas et al., "A Genomic History of Aboriginal Australia," *Nature* 538 (2016): 207–14.

27. E. Callaway, "Ancient Genome Delivers 'Spirit Cave Mummy' to US tribe," *Nature* 540(2016): 178–79.

28. 同上。

29. M. Livi-Bacci, "The Depopulation of Hispanic America After the Conquest," *Population and Development Review* 32 (2006): 199–232; Lewis H. Morgan, *Ancient Society; Or, Researches in the Lines of Human Progress from Savagery Through Barbarism to Civilization* (Chicago: Charles H. Kerr, 1909).

30. Reich et al., "Reconstructing Native American Population History."

31. Lindo et al., "Ancient Individuals."

32. Lyle Campbell and Marianne Mithun, *The Languages of Native America: Historical and Comparative Assessment* (Austin: University of Texas Press, 1979).

33. L. Campbell, "Comment on Greenberg, Turner and Zegura," *Current Anthropology* 27(1986): 488.

34. Peter Bellwood, *First Migrants: Ancient Migration in Global Perspective* (Chichester, West Sussex, UK / Malden, MA: Wiley-Blackwell, 2013).

35. Reich et al., "Reconstructing Native American Population History."

36. W. A. Neves and M. Hubbe, "Cranial Morphology of Early Americans from Lagoa Santa, Brazil: Implications for the Settlement of the New World," *Proceedings of the National Academy of Sciences of the U.S.A.* 102(2005): 18309–14.

37. Rasmussen et al., "Ancestry and Affliations of Kennewick Man."

38. P. Skoglund et al., "Genetic Evidence for Two Founding

Populations of the Americas," *Nature* 525 (2015): 104–8.

39. Povos Indígenas No Brasil, "Surui Paiter: Introduction"; R. A. Butler, "Amazon Indians Use Google Earth, GPS to Protect Forest Home," *Mongabay: News and Inspiration from Nature's Frontline,* November 15, 2006.

40. "Karitiana: Biopiracy and the Unauthorized Collection."

41. Povos Indígenas No Brasil, "Xavante: Introduction."

42. M. Raghavan et al., "Genomic Evidence for the Pleistocene and Recent Population History of Native Americans," *Science* 349 (2015):aab3884.

43. E. J. Vajda, "A Siberian Link with Na-Dene Languages," in *Anthropological Papers of the University of Alaska: New Series,* ed. James M. Kari and Ben Austin Potter, 5 (2010): 33–99.

44. Reich et al., "Reconstructing Native American Population History."

45. M. Rasmussen et al., "Ancient Human Genome Sequence of an Extinct Palaeo-Eskimo," *Nature* 463 (2010): 757–62.

46. M. Raghavan et al., "The Genetic Prehistory of the New World Arctic," *Science* 345 (2014): 1255832.

47. P. Flegontov et al., "Paleo-Eskimo Genetic Legacy Across North America," *bioRxiv* (2017): doi.org/10.1101/203018.

48. Flegontov et al., "Paleo-Eskimo Genetic Legacy."

49. T. M. Friesen, "Pan-Arctic Population Movements: The Early Paleo-Inuit and Thule Inuit Migrations," in *The Oxford Handbook of the Prehistoric Arctic,* ed. T. Max Friesen and Owen K. Mason (New York: Oxford University Press, 2016), 673–92.

50. Reich et al., "Reconstructing Native American Population History."

51. J. Diamond and P. Bellwood, "Farmers and Their Languages: The First Expansions," *Science* 300 (2003): 597–603; Peter Bellwood,*First Farmers: The Origins of Agricultural Societies* (Malden, MA: Blackwell, 2005).

52. R. R. da Fonseca et al., "The Origin andEvolution of Maize in the

Southwestern United States," *Nature Plants* 1 (2015): 14003.

08 东亚人的基因组起源

1. X. H. Wu et al., "Early Pottery at 20,000 Years Ago in Xianrendong Cave, China," *Science* 336 (2012): 1696–1700.

2. R. X. Zhu et al., "Early Evidence of the Genus *Homo* in East Asia," *Journal of Human Evolution* 55 (2008): 1075–85.

3. C. C. Swisher III et al., "Age of the Earliest Known Hominids in Java, Indonesia," *Science* 263 (1994): 1118–21; Peter Bellwood, *First Islanders: Prehistory and Human Migration in Island Southeast Asia* (Oxford: Wiley-Blackwell, 2017).

4. D. Richter et al., "The Age of the Hominin Fossils from Jebel Irhoud, Morocco, and the Origins of the Middle Stone Age," *Nature* 546(2017): 293–96; J. G. Fleagle, Z. Assefa, F. H. Brown, and J. J. Shea, "Paleoanthropology of the Kibish Formation, Southern Ethiopia: Introduction," *Journal of Human Evolution* 55(2008): 360–65.

5. T. Sutikna et al., "Revised Stratigraphy and Chronology for *Homo foresiensis* at Liang Bua in Indonesia," *Nature* 532 (2016): 366–69.

6. Y. Ke et al., "African Origin of Modern Humans in East Asia: A Tale of 12,000 Y Chromosomes," *Science* 292 (2001): 1151–53.

7. J. Qiu, "The Forgotten Continent: Fossil Finds in China Are Challenging Ideas About the Evolution of Modern Humans and Our Closest Relatives," *Nature* 535 (2016): 218–20.

8. R. J. Rabett and P. J. Piper, "The Emergence of Bone Technologies at the End of the Pleistocene in Southeast Asia: Regionaland Evolutionary Implications," *Cambridge Archaeological Journal* 22 (2012): 37–56; M. C. Langley, C. Clarkson, and S. Ulm, "From Small Holes to Grand Narratives: The Impact of Taphonomy and Sample Size on the Modernity Debate in Australia and New Guinea," *Journal of Human Evolution* 61 (2011): 197–208; M. Aubert et al., "Pleistocene Cave Art from Sulawesi, Indonesia," *Nature* 514 (2014): 223–27.

9. Langley, Clarkson, and Ulm, "From Small Holes to Grand Narratives"; J. F. Connell and J. Allen, "The Process, Biotic Impact, and Global Implications of the Human Colonization of Sahul About 47,000 Years Ago," *Journal of Archaeological Science* 56 (2015): 73–84.

10. J.-J. Hublin, "The Modern Human Colonization of Western Eurasia: When and Where?," *Quaternary Science Reviews* 118(2015): 194–210.

11. R. Foley and M. M. Lahr, "Mode 3 Technologies and the Evolution of Modern Humans," *Cambridge Archaeological Journal* 7 (1997): 3–36.

12. M. M. Lahr and R. Foley, "Multiple Dispersals and Modern Human Origins," *Evolutionary Anthropology* 3 (1994): 48–60.

13. H. Reyes-Centeno et al., "Testing Modern Human Out-of-Africa Dispersal Models and Implications for Modern Human Origins," *Journal of Human Evolution* 87 (2015): 95–106.

14. H. S. Groucutt et al., "Rethinking the Dispersal of *Homo sapiens* Out of Africa," *Evolutionary Anthropology* 24 (2015): 149–64.

15. R. Grün et al., "U-series and ESR Analyses of Bones and Teeth Relating to the Human Burials from Skhul," *Journal of Human Evolution* 49 (2005): 316–34.

16. S. J. Armitage et al., "The Southern Route'Out of Africa': Evidence for an Early Expansion of Modern Humans into Arabia," *Science* 331 (2011): 453–56; M. D. Petraglia, "Trailblazers Across Africa," *Nature* 470(2011): 50–51.

17. M. Kuhlwilm et al., "Ancient Gene Flow from Early Modern Humans into Eastern Neanderthals," *Nature* 530 (2016): 429–33.

18. M. Rasmussen et al., "An Aboriginal Australian Genome Reveals Separate Human Dispersals into Asia," *Science* 334 (2011): 94–98.

19. D. Reich et al., "Genetic History of an Archaic Hominin Group from Denisova Cave in Siberia," *Nature* 468 (2010): 1053–60; M. Meyer et al., "A High-Coverage Genome Sequence from an

Archaic Denisovan Individual," *Science* 338 (2012): 222–26.

20. S. Mallick et al., "The Simons Genome Diversity Project: 300 Genomes from 142 Diverse Populations," *Nature* 538 (2016): 201–6.

21. Q. Fu et al., "Genome Sequence of a 45,000-Year-Old Modern Human from Western Siberia," *Nature* 514 (2014): 445–49; S. Sankararaman, S. Mallick, N. Patterson, and D. Reich, "The Combined Landscape of Denisovan and Neanderthal Ancestry in Present-Day Humans," *Current Biology* 26 (2016): 1241–47; P. Moorjani et al., "A Genetic Method for Dating Ancient Genomes Provides a Direct Estimate of Human Generation Interval in the Last 45,000 Years," *Proceedings of the National Academy of Sciences of the U.S.A.* 113 (2016): 5652–7.

22. Mallick et al., "Simons Genome Diversity Project"; M. Lipson and D. Reich, "A Working Model of the Deep Relationships of Diverse Modern Human Genetic Lineages Outside of Africa," *Molecular Biology and Evolution* 34 (2017): 889–902.

23. Mallick et al., "Simons Genome Diversity Project"; A. S. Malaspinas et al., "A Genomic History of Aboriginal Australia," *Nature* 538 (2016): 207–14; L. Pagani et al., "Genomic Analyses Inform on Migration Events During the Peopling of Eurasia," *Nature* 538 (2016): 238–42.

24. Hublin, "Modern Human Colonization of Western Eurasia."

25. M. Raghavan et al., "Upper Palaeolithic Siberian Genome Reveals Dual Ancestry of Native Americans," *Nature* (2013): doi:10.1038/nature12736.

26. Hugo Pan-Asian SNP Consortium, "Mapping Human Genetic Diversity in Asia," *Science* 326 (2009): 1541–45.

27. S. Ramachandran et al., "Support from the Relationship of Genetic and Geographic Distance in Human Populations for a Serial Founder Effect Originating in Africa," *Proceedings of the National Academy of Sciences of the U.S.A.* 102 (2005): 15942–47; B. M. Henn, L. L. Cavalli-Sforza, and M.W. Feldman, "The Great Human

Expansion," *Proceedings of the National Academy of Sciences of the U.S.A.* 109 (2012): 17758–64.

28. J. K. Pickrell and D. Reich, "Toward a New History and Geography of Human Genes Informed by Ancient DNA," *Trends in Genetics* 30 (2014): 377–89.

29. 大卫·赖克实验室未发表的结果。

30. V. Siska et al., "Genome-Wide Data from Two Early Neolithic East Asian Individuals Dating to 7700 Years Ago," *Science Advances* 3(2017): e1601877.

31. Peter Bellwood, *First Farmers: The Origins of Agricultural Societies* (Malden, MA: Blackwell, 2005).

32. J. Diamond and P. Bellwood, "Farmers and Their Languages: The First Expansions," *Science* 300 (2003): 597–603.

33. S. Xu et al., "Genomic Dissection of Population Substructure of Han Chinese and Its Implication in Association Studies," *American Journal of Human Genetics* 85(2009): 762–74; J. M. Chen et al., "Genetic Structure of the Han Chinese Population Revealed by Genome-Wide SNP Variation," *American Journal of Human Genetics* 85(2009): 775–85.

34. B. Wen et al., "Genetic Evidence Supports Demic Diffusion of Han Culture," *Nature* 431(2004): 302–5.

35. 大卫·赖克实验室未发表的结果。

36. T. A. Jinam et al., "Unique Characteristics of the Ainu Population in Northern Japan," *Journal of Human Genetics* 60 (2015): 565–71.

37. T. A. Jinam et al., "Unique Characteristics of the Ainu Population in Northern Japan," *Journal of Human Genetics* 60 (2015): 565–71; P. R. Loh et al., "Inferring Admixture Histories of Human Populations Using Linkage Disequilibrium," *Genetics* 193 (2013): 1233–54.

38. 大卫·赖克实验室未发表的结果；Bellwood,*First Migrants*。

39. Diamond and Bellwood, "Farmers and Their Languages."

40. M. Lipson et al., "Reconstructing Austronesian Population History in Island Southeast Asia," *Nature Communications* 5 (2014): 4689.

41. R. Blench, "Was There an Austroasiatic Presence in Island Southeast Asia Prior to the Austronesian Expansion?," *Bulletin of the Indo-Pacifc Prehistory Association* 30 (2010): 133–44.

42. Bellwood, *First Migrants*.

43. A. Crowther et al., "Ancient Crops Provide First Archaeological Signature of the Westward Austronesian Expansion," *Proceedings of the National Academy of Sciences of the U.S.A.* 113 (2016): 6635–40.

44. Lipson et al., "Reconstructing Austronesian Population History."

45. A. Wollstein et al., "Demographic History of Oceania Inferred from Genome-Wide Data," *Current Biology* 20 (2010): 1983–92; M. Kayser, "The Human Genetic History of Oceania: Near and Remote Views of Dispersal," *Current Biology* 20 (2010): R194–201; E. Matisoo-Smith, "Ancient DNA and the Human Settlement of the Pacifc: A Review," *Journal of Human Evolution* 79 (2015): 93–104.

46. D. Reich et al., "Denisova Admixture and the First Modern Human Dispersals into Southeast Asia and Oceania," *American Journal of Human Genetics* 89 (2011): 516–28; P. Skoglund et al., "Genomic Insights into the Peopling of the Southwest Pacific," *Nature* 538 (2016): 510–13.

47. R. Pinhasi et al., "Optimal Ancient DNA Yields from the Inner Ear Part of the Human Petrous Bone," *PLoS One* 10 (2015): e0129102.

48. Skoglund et al., "Genomic Insights."

49. 同上。

50. 大卫·赖克实验室和约翰内斯·克劳泽实验室未发表的结果。

51. 同上。

09 不可或缺的非洲人类史

1. J. Lachance et al., "Evolutionary History and Adaptation from

High-Coverage Whole-Genome Sequences of Diverse African Hunter-Gatherers," *Cell* 150 (2012): 457–69.

2. V. Plagnol and J. D. Wall, "Possible Ancestral Structure in Human Populations," *PLoS Genetics* 2 (2006): e105; J. D. Wall, K. E. Lohmueller, and V. Plagnol, "Detecting Ancient Admixture and Estimating Demographic Parameters in Multiple Human Populations," *Molecular Biology and Evolution* 26 (2009): 1823–27.

3. M. F. Hammer et al., "Genetic Evidence for Archaic Admixture in Africa," *Proceedings of the National Academy of Sciences of the U.S.A.* 108 (2011): 15123–28.

4. K. Harvati et al., "The Later Stone Age Calvaria from Iwo Eleru, Nigeria: Morphology and Chronology," *PLoS One* 6 (2011): e24024; I. Crevecoeur, A. Brooks, I. Ribot, E. Cornelissen, and P. Semal, "The Late Stone Age Human Remains from Ishango (Democratic Republic of Congo): New Insights on Late Pleistocene Modern Human Diversity in Africa," *American Journal of Physical Anthropology* 96 (2016): 35–57.

5. 大卫·赖克实验室未发表的结果。

6. D. Richter et al., "The Age of the Hominin Fossils from Jebel Irhoud, Morocco, and the Origins of the Middle Stone Age," *Nature* 546(2017): 293–96; J. G. Fleagle, Z. Assefa, F. H. Brown, and J. J. Shea, "Paleoanthropology of the Kibish Formation, Southern Ethiopia: Introduction," *Journal of Human Evolution* 55(2008): 360–65.

7. H. Li and R. Durbin, "Inference of Human Population History from Individual Whole-Genome Sequences," *Nature* 475 (2011): 493–96.

8. Li and Durbin, "Inference of Human Population History"; K. Prüfer et al., "The Complete Genome Sequence of a Neanderthal from the Altai Mountains," *Nature* (2013): doi: 10.1038/nature12886.

9. P. H. Dirks et al., "The Age of Homo Naledi and Associated Sediments in the Rising Star Cave, South Africa," *eLife* 6 (2017): e24231.

10. I. Gronau et al., “Bayesian Inference of Ancient Human Demography from Individual Genome Sequences,” *Nature Genetics* 43(2011): 1031–34.

11. P. Skoglund et al., “Reconstructing Prehistoric African Population Structure,” *Cell* 171 (2017): 5694.

12. S. Mallick et al., “The Simons Genome Diversity Project: 300 Genomes from 142 Diverse Populations,” *Nature* 538 (2016): 201–6; Gronau et al., “Bayesian Inference.”

13. S. A. Tishkoff et al., “The Genetic Structure and History of Africans and African Americans,” *Science* 324 (2009): 1035–44.

14. C. J. Holden, “Bantu Language Trees Refect the Spread of Farming Across Sub-Saharan Africa: A Maximum-Parsimony Analysis,” *Proceedings of the Royal Society B—Biological Sciences* 269 (2002): 793–99; P. de Maret, “Archaeologies of the Bantu Expansion,” in *The Oxford Handbook of African Archaeology,* ed. Peter Mitchell and Paul J. Lane (Oxford: Oxford University Press, 2013), 627–44.

15. K. Bostoen et al., “Middle to Late Holocene Paleoclimatic Change and the Early Bantu Expansion in the Rain Forests of Western Central Africa,” *Current Anthropology* 56 (2016): 354–84; K. Manning et al., “4,500-Year-Old Domesticated Pearl Millet(*Pennisetum glaucum*) from the Tilemsi Valley, Mali: New Insights into an Alternative Cereal Domestication Pathway,” *Journal of Archaeological Science* 38 (2011): 312–22.

16. D. Killick, “Cairo to Cape: The Spread of Metallurgy Through Eastern and Southern Africa,” *Journal of World Prehistory* 22 (2009): 399–414.

17. de Maret, “Archaeologies of the Bantu Expansion.”

18. Holden, “Bantu Language Trees.”

19. Bostoen et al., “Middle to Late Holocene”; Manning et al., “4,500-Year-Old.”

20. D. J. Lawson, G. Hellenthal, S. Myers, and D. Falush, “Inference of

Population Structure Using Dense Haplotype Data," *PLoS Genetics* 8 (2012): e1002453; G. Hellenthal et al., "A Genetic Atlas of Human Admixture History," *Science* 343 (2014): 747–51; C. de Filippo, K. Bostoen, M.Stoneking, and B. Pakendorf, "Bringing Together Linguistic and Genetic Evidence to Test the Bantu Expansion," *Proceedings of the Royal Society B—Biological Sciences* 279(2012): 3256–63; E. Patin et al., "Dispersals and Genetic Adaptation of Bantu-Speaking Populations in Africa and North America," *Science* 356 (2017): 543–46; G. B. Busby et al., "Admixture Into and Within Sub-Saharan Africa," *eLife* 5(2016): e15266.

21. Tishkoff et al., "Genetic Structure and History"; G. Ayodo et al., "Combining Evidence of Natural Selection with Association Analysis Increases Power to Detect Malaria-Resistance Variants," *American Journal of Human Genetics* 81 (2007): 234–42.

22. C. Ehret, "Reconstructing Ancient Kinship in Africa," in *Early Human Kinship: From Sex to Social Reproduction,* ed. Nicholas J. Allen, Hilary Callan, Robin Dunbar, and Wendy James (Malden, MA: Blackwell, 2008), 200–31; C. Ehret, S. O. Y. Keita, and P. Newman, "The Origins of Afroasiatic," *Science* 306(2004): 1680–81.

23. J. Diamond and P. Bellwood, "Farmers and Their Languages: The First Expansions," *Science* 300 (2003): 597–603; P. Bellwood, "Response to Ehret et al. 'The Origins of Afroasiatic,' " *Science* 306 (2004): 1681.

24. D. Q. Fuller and E. Hildebrand, "Domesticating Plants in Africa," in *The Oxford Handbook of African Archaeology,* ed. Peter Mitchell and Paul J. Lane (Oxford: Oxford University Press, 2013), 507–26; M. Madella et al., "Microbotanical Evidence of Domestic Cereals in Africa 7000 Years Ago," *PLoS One* 9 (2014): e110177.

25. I. Lazaridis et al., "Genomic Insights into the Origin of Farming in the Ancient Near East," *Nature* 536 (2016): 419–24; Skoglund et al., "Reconstructing Prehistoric African Population Structure."

26. Lazaridis et al., “Genomic Insights”; Skoglund et al., “Reconstructing Prehistoric African Population Structure”; V. J. Schuenemann et al., “Ancient Egyptian Mummy Genomes Suggest an Increase of Sub-Saharan African Ancestry in Post-Roman Periods,” *Nature Communications* 8 (2017): 15694.

27. T. Güldemann, “A Linguist's View: Khoe-Kwadi Speakers as the Earliest Food-Producers of Southern Africa,” *Southern African Humanities* 20 (2008): 93–132.

28. J. K. Pickrell et al., “Ancient West Eurasian Ancestry in Southern and Eastern Africa,” *Proceedings of the National Academy of Sciences of the U.S.A.* 111 (2014): 2632–37.

29. Pagani et al., “Ethiopian Genetic Diversity.”

30. Skoglund et al., “Reconstructing Prehistoric African Population Structure.”

31. Luigi Luca Cavalli-Sforza and Francesco Cavalli-Sforza, *The Great Human Diasporas: The History of Diversity and Evolution* (Reading, MA: Addison-Wesley, 1995).

32. M. Gallego Llorente et al., “Ancient Ethiopian Genome Reveals Extensive Eurasian Admixture Throughout the African Continent,” *Science* 350 (2015): 820–22.

33. Donald N. Levine, *Greater Ethiopia: The Evolution of a Multiethnic Society* (Chicago: University of Chicago Press, 2000).

34. L. Van Dorp et al., “Evidence for a Common Origin of Blacksmiths and Cultivators in the Ethiopian Ari Within the Last 4500 Years: Lessons for Clustering-Based Inference,” *PLoS Genetics* 11 (2015): e1005397.

35. D. Reich et al., “Reconstructing Indian Population History,” *Nature* 461 (2009): 489–94.

36. Skoglund et al., “Reconstructing PrehistoricAfrican Population Structure.”

37. 同上。

38. 同上。

39. J. K. Pickrell et al., “The Genetic Prehistory of Southern Africa,” *Nature Communications* 3 (2012): 1143; C. M. Schlebusch et al., “Genomic Variation in Seven Khoe-San Groups Reveals Adaptation and Complex African History,” *Science* 338 (2012): 374–79; Mallick et al., “Simons Genome Diversity Project.”

40. Skoglund et al., “Reconstructing Prehistoric African Population Structure.”

41. M. E. Prendergast et al., “Continental Island Formation and the Archaeology of Defaunation on Zanzibar, Eastern Africa,” *PLoS One* 11(2016): e0149565.

42. P. Ralph and G. Coop, “Parallel Adaptation: One or Many Waves of Advance of an Advantageous Allele?,” *Genetics* 186 (2010): 647–68.

43. S. A. Tishkoff et al., “Convergent Adaptation of Human Lactase Persistence in Africa and Europe,” *Nature Genetics* 39 (2007): 31–40.

44. Ralph and Coop, “Parallel Adaptation.”

10　基因组中的不平等

1. Peter Wade, *Race and Ethnicity in Latin America* (London and New York: Pluto Press, 2010).

2. Trans-Atlantic Slave Trade Database, www.slavevoyages.org/assessment/estimates.

3. K. Bryc et al., “The Genetic Ancestry of African Americans, Latinos, and European Americans Across the United States,” *American Journal of Human Genetics* 96 (2015): 37–53.

4. Piers Anthony, *Race Against Time* (New York: Hawthorn Books, 1973).

5. 美国联邦政府在1790年进行了第一次人口普查，数据显示，弗吉尼亚州男性总人数为747 610人，其中男性奴隶的总人数为292 627人。

6. Joshua D. Rothman, *Notorious in the Neighborhood: Sex and Families Across the Color Line in Virginia, 1787–1861* (Chapel Hill: University of North Carolina Press, 2003).

7. E. A. Foster et al., "Jefferson Fathered Slave's Last Child," *Nature* 396 (1998): 27–28.

8. "Statement on the TJMF Research Committee Report on Thomas Jefferson and Sally Hemings," January 26, 2000.

9. M. Hemings, "Life Among the Lowly, No. 1," *Pike County (Ohio) Republican,* March 13, 1873.

10. E. J. Parra et al., "Ancestral Proportions and Admixture Dynamics in Geographically Defned African Americans Living in South Carolina," *American Journal of Physical Anthropology* 114 (2001): 18–29.

11. 同上。

12. Bryc et al., "Genetic Ancestry."

13. J. N. Fenner, "Cross-Cultural Estimation of the Human Generation Interval for Use in Genetics-Based Population Divergence Studies," *American Journal of Physical Anthropology* 128 (2005): 415–23.

14. David Morgan, *The Mongols* (Malden, MA, and Oxford: Blackwell, 2007).

15. T. Zerjal et al., "The Genetic Legacy of the Mongols," *American Journal of Human Genetics* 72 (2003): 717–21.

16. L. T. Moore et al., "A Y-Chromosome Signature of Hegemony in Gaelic Ireland," *American Journal of Human Genetics* 78(2006): 334–38.

17. S. Lippold et al., "Human Paternal and Maternal Demographic Histories: Insights from High-Resolution Y Chromosome and mtDNA Sequences," *Investigative Genetics* 5 (2014): 13; M. Karmin et al., "A Recent Bottleneck of Y Chromosome Diversity Coincides with a Global Change in Culture," *Genome Research* 25 (2015): 459–66.

18. 同上。

19. A. Sherratt, “Plough and Pastoralism: Aspectsof the Secondary Products Revolution,” in *Pattern of the Past: Studies in Honour of David Clarke,* ed. Ian Hodder, Glynn Isaac, and Norman Hammond (Cambridge: Cambridge University Press, 1981), 261–306.

20. David W. Anthony, *The Horse, the Wheel, and Language: How Bronze-Age Riders from the Eurasian Steppes Shaped the Modern World* (Princeton, NJ: Princeton University Press, 2007).

21. W. Haak et al., “Massive Migration from the Steppe Was a Source for Indo-European Languages in Europe,” *Nature* 522 (2015): 207–11; M. E. Allentoft et al., “Population Genomics of Bronze Age Eurasia,” *Nature* 522 (2015): 167–72.

22. E. Murphy and A. Khokhlov, “A Bioarchaeological Study of Prehistoric Populations from the Volga Region,” in *A Bronze Age Landscape in the Russian Steppes: The Samara Valley Project, Monumenta Archaeologica 37,* ed. David W. Anthony, Dorcas R. Brown, Aleksandr A. Khokhlov, Pavel V. Kuznetsov, and Oleg D. Mochalov (Los Angeles: Cotsen Institute of Archaeology Press, 2016), 149–216.

23. Marija Gimbutas, *The Prehistory of Eastern Europe, Part I: Mesolithic, Neolithic and Copper Age Cultures in Russia and the Baltic Area* (American School of Prehistoric Research, Harvard University, Bulletin No. 20)(Cambridge, MA: Peabody Museum, 1956).

24. Haak et al., “Massive Migration.”

25. R. S. Wells et al., “The Eurasian Heartland: A Continental Perspective on Y-Chromosome Diversity,” *Proceedings of the National Academy of Sciences of the U.S.A.* 98 (2001): 10244–49.

26. R. Martiniano et al., “The Population Genomics of Archaeological Transition in West Iberia: Investigation of Ancient Substructure Using Imputation and Haplotype-Based Methods,” *PLoS Genetics* 13 (2017):e1006852.

27. M. Silva et al., “A Genetic Chronology for the Indian Subcontinent

Points to Heavily Sex-Biased Dispersals," *BMC Evolutionary Biology* 17 (2017): 88.

28. Martiniano et al., "West Iberia"；大卫·赖克实验室未发表的结果。

29. J. A. Tennessen et al., "Evolution and Functional Impact of Rare Coding Variation from Deep Sequencing of Human Exomes," *Science* 337 (2012): 64–69.

30. A. Keinan, J. C. Mullikin, N. Patterson, and D. Reich, "Accelerated Genetic Drift on Chromosome X During the Human Dispersal out of Africa," *Nature Genetics* 41 (2009): 66–70; A. Keinan and D. Reich, "Can a Sex-Biased Human Demography Account for the Reduced Effective Population Size of Chromosome X in Non-Africans?," *Molecular Biology and Evolution* 27 (2010): 2312–21.

31. P. Verdu et al., "Sociocultural Behavior, Sex-Biased Admixture, and Effective Population Sizes in Central African Pygmies and Non-Pygmies," *Molecular Biology and Evolution* 30(2013): 918–37.

32. S. Mallick et al., "The Simons Genome Diversity Project: 300 Genomes from 142 Diverse Populations," *Nature* 538 (2016): 201–6.

33. L. G. Carvajal -Carmona et al., "Strong Amerind/White Sex Bias and a Possible Sephardic Contribution Among the Founders of a Population in Northwest Colombia," *American Journal of Human Genetics* 67(2000): 1287–95.

34. Bedoya et al., "Admixture Dynamics in Hispanics: A Shift in the Nuclear Genetic Ancestry of a South American Population Isolate," *Proceedings of the National Academy of Sciences of the U.S.A.* 103(2006): 7234–39.

35. P. Moorjani et al., "Genetic Evidence for Recent Population Mixture in India," *American Journal of Human Genetics* 93 (2013): 422–38.

36. M. Bamshad et al., "Genetic Evidence on the Origins of Indian Caste Populations," *Genome Research* 11 (2001): 994–1004; D. Reich et al., "Reconstructing Indian Population History," *Nature*

461 (2009): 489–94.

37. Bamshad et al., “Genetic Evidence”; I. Thanseem et al., “Genetic Affinities Among the Lower Castes and Tribal Groups of India: Inference from Y Chromosome and Mitochondrial DNA,” *BMC Genetics* 7 (2006): 42.

38. M. Kayser, “The Human Genetic History of Oceania: Near and Remote Views of Dispersal,” *Current Biology* 20 (2010): R194–201; P. Skoglund et al., “Genomic Insights into the Peopling of the Southwest Pacific,” *Nature* 538 (2016): 510–13.

39. F. M. Jordan, R. D. Gray, S. J. Greenhill, and R. Mace, “Matrilocal Residence Is Ancestral in Austronesian Societies,” *Proceedings of the Royal Society B—Biological Sciences* 276(2009): 1957–64.

40. Skoglund et al., “Genomic Insights.”

41. I. Lazaridis and D. Reich, “Failure to Replicate a Genetic Signal for Sex Bias in the Steppe Migration into Central Europe,” *Proceedings of the National Academy of Sciences of the U.S.A.* 114 (2017): E3873–74.

11　基因组中的种族和身份

1. Centers for Disease Control and Prevention, “Prostate Cancer Rates by Race and Ethnicity.”

2. N. Patterson et al., “Methods for High-Density Admixture Mapping of Disease Genes,” *American Journal of Human Genetics* 74(2004): 979–1000; M. W. Smith et al., “A High-Density Admixture Map for Disease Gene Discovery in African Americans,” *American Journal of Human Genetics* 74 (2004): 1001–13.

3. M. L. Freedman et al., “Admixture Mapping Identifies 8q24 as a Prostate Cancer Risk Locus in African-American Men,” *Proceedings of the National Academy of Sciences of the U.S.A.* 103 (2006): 14068–73.

4. C. A. Haiman et al., “Multiple Regions within 8q24 Independently Affect Risk for Prostate Cancer,” *Nature Genetics* 39 (2007): 638–44.

5. Freedman et al., "Admixture Mapping Identifes 8q24."

6. M. F. Ashley Montagu, *Man's Most Dangerous Myth: The Fallacy of Race* (New York: Columbia University Press, 1942).

7. R. C. Lewontin, "The Apportionment of Human Diversity," *Evolutionary Biology* 6 (1972): 381–98.

8. J. M. Stevens, "The Feasibility of Government Oversight for NIH-Funded Population Genetics Research," in *Revisiting Race in a Genomic Age* (Studies in Medical Anthropology), ed. Barbara A. Koenig, Sandra Soo-Jin Lee, and Sarah S. Richardson (New Brunswick, NJ: Rutgers University Press, 2008), 320–41; J. Stevens, "Racial Meanings and Scientific Methods: Policy Changes for NIH-Sponsored Publications Reporting Human Variation," *Journal of Health Policy, Politics and Law* 28(2003): 1033–87.

9. N. A. Rosenberg et al., "Genetic Structure of Human Populations," *Science* 298 (2002): 2381–85.

10. D. Serre and S. Pääbo, "Evidence for Gradients of Human Genetic Diversity Within and Among Continents," *Genome Research* 14 (2004): 1679–85; F. B. Livingstone, "On the Non-Existence of Human Races," *Current Anthropology* 3 (1962): 279.

11. J. Dreyfuss, "Getting Closer to Our African Origins," *The Root*, October 17, 2011, www.theroot.com/getting-closer-to-our-african-origins-1790866394.

12. N. A. Rosenberg et al., "Clines, Clusters, and the Effect of Study Design on the Inference of Human Population Structure," *PLoS Genetics* 1 (2005): e70.

13. E. G. Burchard et al., "The Importance of Race and Ethnic Background in Biomedical Research and Clinical Practice," *New England Journal of Medicine* 348 (2003): 1170–75.

14. J. F. Wilson et al., "Population Genetic Structure of Variable Drug Response," *Nature Genetics* 29 (2001): 265–69.

15. D. Fullwiley, "The Biologistical Construction of Race: 'Admixture' Technology and the New Genetic Medicine," *Social Studies of*

Science 38 (2008): 695–735.

16. Lewontin, "The Apportionment of Human Diversity"; A. R. Templeton, "Biological Races in Humans," *Studies in History and Philosophy of Biological and Biomedical Science* 44 (2013): 262–71.

17. *Razib Khan,* www.razib.com/wordpress.

18. *Dienekes' Anthropology Blog,* dienekes.blogspot.com.

19. *Eurogenes Blog,* http://eurogenes.blogspot.com.

20. Léon Poliakov, *The Aryan Myth: A History of Racist and Nationalist Ideas in Europe* (New York: Basic Books, 1974).

21. B. Arnold, "The Past as Propaganda: Totalitarian Archaeology in Nazi Germany," *Antiquity* 64 (1990): 464–78.

22. J. K. Pritchard, J. K. Pickrell, and G. Coop, "The Genetics of Human Adaptation: Hard Sweeps, Soft Sweeps, and Polygenic Adaptation," *Current Biology* 20 (2010):R208–15; R. D. Hernandez et al., "Classic Selective Sweeps Were Rare in Recent Human Evolution," *Science* 331 (2011): 920–24.

23. M. C. Turchin et al., "Evidence of Widespread Selection on Standing Variation in Europe at Height-Associated SNPs," *Nature Genetics* 44 (2012): 1015–19.

24. Y. Field et al., "Detection of Human Adaptation During the Past 2000 Years," *Science* 354(2016): 760–64.

25. A. Okbay et al., "Genome-Wide Association Study Identifies 74 Loci Associated with Educational Attainment," *Nature* 533 (2016): 539–42.

26. 为了得到在本杰明及同事2016年发表的基于遗传信息的预测模型中，达到高教育程度可能性最高的5%跟最低的5%两个人群之间差异的期望值是多少年，我根据发表的数字做了进一步计算，计算过程如下：

（1）在本杰明及同事研究的样本里，平均教育年限是14.3 ± 3.7年。根据他们文章里的描述，我自己推算出来了3.7年的标准差。他们文章里的结论是，“每增加一个等位基因的副本，效应值增加

0.014到0.048个标准差（即2.7到9.0个受教育的星期）”。转换这些数值，我们可以得到，1个标准差相当于188（=9.0/0.048）到193（=2.7/0.014）个星期。把这两个数字的平均值除以一年52个星期，就是3.7年。

（2）本杰明及同事也发布了一个预测受教育年限的遗传预测模型，该模型预测出来的值能够解释实际性状值3.2%的方差，所以，在预测值跟实际观察值之间的关联系数是 $\sqrt{0.032}$ =0.18。从数学的角度，我们可以用一个二维正态分布来模拟两者之间的关系。

（3）在预测的分布里，计算预测值最低的5%个体（低于样本平均值1.64个标准差以上的个体）中实际上拥有12年以上教育程度的概率是多少，过程如下：同时处在预测分布的底部5%，又实际上拥有12年以上教育程度的个体占所有个体数的百分比（这也可以通过测量在二维正态分布中符合这两项条件的区域的面积来得到），再除以0.05。得到了60%的概率。同样可以通过计算得到，在预测分布的顶部5%个体里，实际上拥有12年以上教育程度的个体的比例是84%。

（4）本杰明的研究还暗示，如果有足够多的样本，我们有可能可以建立一个更好的统计学模型，该模型可以解释20%的实际性状方差。用20%代替之前的3.2%之后，我们重新做同样的运算就可以得到，底部5%的预测样本里实际拥有高教育程度的人是37%，而这个数字在顶部5%的预测样本里是96%。

27. A. Kong et al., “Selection Against Variants in the Genome Associated with Educational Attainment,” *Proceedings of the National Academy of Sciences of the U.S.A.* 114(2017): E727–32.

28. 奥古斯丁·空等人在上一条注释的文献中做出推断，由于自然选择压力的作用，基于遗传信息所预测出来的受教育年限，在过去的一个世纪里已经降低了0.1个标准差。

29. G. Davies et al., “Genome-Wide Association Study of Cognitive Functions and Educational Attainment in UK Biobank (N=112 151),” *Molecular Psychiatry* 21 (2016): 758–67; M. T. Lo et al., “Genome-Wide Analyses for Personality Traits Identify Six Genomic Loci and Show Correlations with Psychiatric Disorders,” *Nature Genetics* 49 (2017): 152–56.

30. S. Sniekers et al., “Genome-Wide Association Meta-Analysis of 78,308 Individuals Identifes New Loci and Genes Influencing Human Intelligence,” *Nature Genetics* 49 (2017): 1107–12.

31. I. Mathieson et al., “Genome-wide Patterns of Selection in 230 Ancient Eurasians,” *Nature* 528 (2015): 499–503; Field et al., “Detection of Human Adaptation.”

32. N. A. Rosenberg et al., “Genetic Structure of Human Populations,” *Science* 298 (2002): 2381–85.

33. S. Ramachandran et al., “Support from the Relationship of Genetic and Geographic Distance in Human Populations for a Serial Founder Effect Originating in Africa,” *Proceedings of the National Academy of Sciences of the U.S.A.* 102 (2005): 15942–47; B. M. Henn, L. L. Cavalli-Sforza, and M. W. Feldman, “The Great Human Expansion,” *Proceedings of the National Academy of Sciences of the U.S.A.* 109 (2012): 17758–64.

34. J. K. Pickrell and D. Reich, “Toward a New History and Geography of Human Genes Informed by Ancient DNA,” *Trends in Genetics* 30 (2014): 377–89.

35. M. Raghavan et al., “Upper Palaeolithic Siberian Genome Reveals Dual Ancestry of Native Americans,” *Nature* (2013): doi: 10.1038/nature 12736.

36. I. Lazaridis et al., “Genomic Insights into the Origin of Farming in the Ancient Near East,” *Nature* 536 (2016): 419–24.

37. Nicholas Wade, *A Troublesome Inheritance: Genes, Race and Human History* (New York: Penguin Press, 2014).

38. G. Coop et al., “A Troublesome Inheritance”(letters to the editor), *New York Times,* August 8, 2014.

39. G. Cochran, J. Hardy, and H. Harpending, “Natural History of Ashkenazi Intelligence,” *Journal of Biosocial Science* 38 (2006): 659–93.

40. P. F. Palamara, T. Lencz, A. Darvasi, and I. Pe'er, “Length Distributions of Identity by Descent Reveal Fine-Scale

Demographic History," *American Journal of Human Genetics* 91 (2012): 809–22; M. Slatkin, "A Population-Genetic Test of Founder Effects and Implications for Ashkenazi Jewish Diseases," *American Journal of Human Genetics* 75(2004): 282–93.

41. H. Harpending, "The Biology of Families and the Future of Civilization" (minute 38), Preserving Western Civilization, 2009 Conference, audio available at www.prese rving weste rnciv.com/ audio/07%20Prof._Henry_Harpending--The_Biology_of_Families_and_the_Future_of_Civilization.mp3 (2009).

42. G. Clark, "Genetically Capitalist? The Malthusian Era, Institutions and the Formation of Modern Preferences" (2007), www.econ.ucdavis.edu/faculty/gclark/papers/Capitalism %20Genes.pdf; Gregory Clark, *A Farewell to Alms: A Brief Economic History of the World* (Princeton, NJ: Princeton University Press, 2007).

43. Wade, *A Troublesome Inheritance*.

44. C. Hunt-Grubbe, "The Elementary DNA of Dr. Watson," *The Sunday Times,* October 14, 2017.

45. Coop et al. letters, *New York Times*.

46. David Epstein, *The Sports Gene: Inside the Science of Extraordinary Athletic Performance* (New York: Current, 2013).

47. 同上。

48. 我的计算如下：（1）一个性状的百分位排名中的第99.999 999 9个百分位对应着比平均值高6.0个标准差的数值，而第99.999 99个百分位对应着比平均值高5.2个标准差的数值。所以0.8个标准差的移动，对应着个体数目增加100倍。（2）我假设，撒哈拉以南非洲人群里1.33倍的更高遗传多样性不仅适用于基因组里的随机遗传变异，也适用于影响生物学性状的遗传突变。基于J. J. Berg and G. Coop, "A Population Genetic Signal of Polygenic Adaptation," *PLoS Genetics* 10 (2014): e1004412中的公式，我们可以推断，在撒哈拉以南非洲人群里，标准差会增加到原来的1.15（$=\sqrt{1.33}$）倍。所以，非洲以外人群里的6.0个标准差对应着撒哈拉以南非洲人

的5.2（＝6.0/1.15）个标准差。于是，我们同样可以得到，撒哈拉以南非洲人在第99.999 999 9个百分位以上有100倍的个体数目。

49. W. Haak et al., “Massive Migration from the Steppe Was a Source for Indo-European Languages in Europe,” *Nature* 522 (2015): 207–11; M. E. Allentoft et al., “Population Genomics of Bronze Age Eurasia,” *Nature* 522 (2015): 167–72.

50. D. Reich et al., “Reconstructing Indian Population History,” *Nature* 461 (2009): 489–94; Lazaridis et al., “Genomic Insights.”

51. Michael F. Robinson, *The Lost White Tribe: Explorers, Scientists, and the Theory That Changed a Continent* (New York: Oxford University Press, 2016).

52. Alex Haley, *Roots: The Saga of an American Family* (New York: Doubleday, 1976).

53. “Episode 4: (2010) Know Thyself” (minute 17)in *Faces of America with Henry Louis Gates Jr.*, http://www.pbs.org/wnet/facesofamerica/video/episode-4-know-thyself/237/.

54. African Ancestry, “Frequently Asked Questions,”“About the Results,” question 3(2016).

55. Dreyfuss, “Getting Closer to Our African Origins.”

56. S. Sailer, “African Ancestry Inc. Traces DNA Roots,” United Press International, April 28, 2003, www.upi.com/inc/view.php?StoryID＝20030428-074922-7714r.

57. 大卫·赖克实验室未发表的数据。

58. H. Schroeder et al., “Genome-Wide Ancestry of 17th-Century Enslaved Africans from the Caribbean,” *Proceedings of the National Academy of Sciences of the U.S.A.* 112(2015): 3669–73.

59. R. E. Green et al., “A Draft Sequence of the Neanderthal Genome,” *Science* 328 (2010): 710–22.

60. E. Durand, 23andMe:“White Paper 23-05: Neanderthal Ancestry Estimator” (2011); S. Sankararaman et al., “The Genomic Landscape of Neanderthal Ancestry in Present-Day Humans,”

Nature 507 (2014): 354–57.

61. Sankararaman et al., “Genomic Landscape.”

62. https://customercare.23andme.com/hc/en-us/articles/212873707-Neanderthal-Report-Basics, #13514.

12 古DNA的未来

1. J. R. Arnold and W. F. Libby, “Age Determinations by Radiocarbon Content—Checks with Samples of Known Age,” *Science* 110 (1949): 678–80.

2. Colin Renfrew, *Before Civilization: The Radiocarbon Revolution and Prehistoric Europe* (London: Jonathan Cape, 1973).

3. Lewis R. Binford, *In Pursuit of the Past: Decoding the Archaeological Record* (Berkeley: University of California Press, 1983).

4. M. Rasmussen et al., “Ancient Human Genome Sequence of an Extinct Palaeo-Eskimo,” *Nature* 463 (2010): 757–62; M. Rasmussen et al., “The Genome of a Late Pleistocene Human from a Clovis Burial Site in Western Montana,” *Nature* 506 (2014): 225–29; M. Raghavan et al., “Upper Palaeolithic Siberian Genome Reveals Dual Ancestry of Native Americans,” *Nature* (2013): doi:10.1038/nature 12736.

5. P. Skoglund et al., “Genomic Insights into the Peopling of the Southwest Pacific,” *Nature* 538 (2016): 510–13.

6. J. Dabney et al., “Complete Mitochondrial Genome Sequence of a Middle Pleistocene Cave Bear Reconstructed from Ultrashort DNA Fragments,” *Proceedings of the National Academy of Sciences of the U.S.A.* 110(2013): 15758–63; M. Meyer et al., “A High-Coverage Genome Sequence from an Archaic Denisovan Individual,” *Science* 338 (2012): 222–26; Q. Fu et al., “DNA Analysis of an Early Modern Human from Tianyuan Cave, China,” *Proceedings of the National Academy of Sciences of the U.S.A.* 110 (2013): 2223–27; R. Pinhasi et al., “Optimal Ancient DNA Yields from the Inner Ear Part of the Human Petrous Bone,” *PLoS One* 10 (2015): e0129102.

7. I. Lazaridis et al., “Genomic Insights into the Origin of Farming in

the Ancient Near East," *Nature* 536 (2016): 419–24.

8. I. Olalde et al., "The Beaker Phenomenon and the Genomic Transformation of Northwest Europe," *bioRxiv* (2017): doi.org/10.1101/135962.

9. P. F. Palamara, T. Lencz, A. Darvasi, and I. Pe'er, "Length Distributions of Identity by Descent Reveal Fine-Scale Demographic History," *American Journal of Human Genetics* 91 (2012): 809–22; D. J. Lawson, G. Hellenthal, S. Myers, and D. Falush, "Inference of population structure using dense haplotype data," *PLoS Genetics* 8 (2012): e1002453.

10. S. Leslie et al., "The Fine-Scale Genetic Structure of the British Population," *Nature* 519 (2015): 309–14.

11. S. R. Browning and B. L. Browning, "Accurate Non-parametric Estimation of Recent Effective Population Size from Segments of Identity by Descent," *American Journal of Human Genetics* 97 (2015): 404–18.

12. M. Lynch, "Rate, Molecular Spectrum, and Consequences of Human Mutation," *Proceedings of the National Academy of Sciences of the U.S.A.* 107 (2010): 961–68; A. Kong et al., "Selection Against Variants in the Genome Associated with Educational Attainment," *Proceedings of the National Academy of Sciences of the U.S.A.* 114(2017): E727–32.

13. J. K. Pritchard, J. K. Pickrell, and G. Coop, "The Genetics of Human Adaptation: Hard Sweeps, Soft Sweeps, and Polygenic Adaptation," *Current Biology* 20 (2010): R208–15.

14. S. Haensch et al., "Distinct Clones of *Yersinia pestis* Caused the Black Death," *PLoS Pathogens* 6 (2010): e1001134; K. I. Bos et al., "A Draft Genome of *Yersinia pestis* from Victims of the Black Death," *Nature* 478(2011): 506–10.

15. I. Wiechmann and G. Grupe, "Detection of *Yersinia pestis* DNA in Two Early Medieval Skeletal Finds from Aschheim (Upper Bavaria, 6th Century AD)," *American Journal of Physical Anthropology* 126 (2005): 48–55; D. M. Wagner et al., "*Yersinia*

pestis and the Plague of Justinian 541–543 AD: A Genomic Analysis," *Lancet Infectious Diseases* 14(2014): 319–26.

16. S. Rasmussen et al., "Early Divergent Strains of *Yersinia pestis* in Eurasia 5,000 Years Ago," *Cell* 163 (2015): 571–82.

17. P. Singh et al., "Insight into the Evolution and Origin of Leprosy Bacilli from the Genome Sequence of *Mycobacterium lepromatosis*," *Proceedings of the National Academy of Sciences of the U.S.A.* 112 (2015): 4459–64.

18. K. I. Bos et al., "Pre-Columbian Mycobacterial Genomes Reveal Seals as a Source of New World Human Tuberculosis," *Nature* 514(2014): 494–97.

19. K. Yoshida et al., "The Rise and Fall of the *Phytophthora infestans* Lineage That Triggered the Irish Potato Famine," *eLife* 2 (2013):e00731.

20. C. Warinner et al., "Pathogens and Host Immunity in the Ancient Human Oral Cavity," *Nature Genetics* 46 (2014): 336–44.

21. T. Higham et al., "The Timing and Spatiotemporal Patterning of Neanderthal Disappearance," *Nature* 512 (2014): 306–9.

22. E. Callaway, "Ancient Genome Delivers 'Spirit Cave Mummy' to US Tribe," *Nature* 540(2016): 178–79.

内行看门道

叶凯雄

大卫·赖克在人类遗传学研究领域是一位泰山北斗式的人物。作为一位刚起步的人类遗传学研究者，我自己的科研受到了大卫巨大的影响，不仅因为他是我学术上的祖师爷（我的博士后导师阿隆·凯南正是在大卫的实验室接受了博士后训练），也因为我一直都关注着大卫的研究，就像是关注着天上的北斗星一样以确定自己的方向。当我获悉大卫有一本关于古DNA的书要出版时，便毫不犹豫地预订了一本。在读到这本书英文版的第一天，我就决定要把它翻译成中文。我不仅想让更多的中文读者读到这本书，也想借着翻译的机会仔细揣摩和学习大卫的科研历程。经过一番打听之后，我获悉湛庐文化慧眼识珠，早就购买了该书的中文版权并且安排了胡正飞老师进行翻译。很幸运的是，简学编辑和胡正飞老师同意了让我加入这个翻译团队。

当我在2018年夏天开始着手翻译这本书的时候，我刚好结束了博士后训练，并准备开始在乔治亚大学组建我自己的人类遗传学实验室。当时我一直在思考：该如何规划我自己实验室的研究方向呢？读着这本书，我很好奇：大卫当年是如何选中古DNA这样一个创新又高产的研究方向的呢？其实，当大卫在2003年组建自己实验室的时候，他研究的并不是古DNA——当年的实验技术尚未成熟。当时大卫关注的是如何从当代人的DNA里解读出人类的历史以及找到致病的遗传变异。为此，他发展了多种统计学方法。而正是这数据分析方面的专业能力把他带进了古DNA研究的大门——当斯万特·帕博成功解决实验上的难题，得到了尼安德特人的DNA数据之后，他邀请了大卫进行数据分析。

大卫跟着斯万特合作、学习了7年之后，终于在美国哈佛大学建立了一个跟德国马普研究所一模一样的古DNA实验室，并进一步发展了新的高效又便宜的技术，掀起了这一次人类遗传学和历史学研究的革命。大卫关心的科学问题其实一直都没变：如何用遗传学的数据来研究人类的历史？而大卫扎实的专业背景和敏锐的嗅觉使得他可以在古DNA技术发展的初期抓住机遇并取得巨大的成功。

也许，当年大卫就意料到了古DNA技术会带来许多新发现，但他肯定没有料到这些发现是什么。跟随着大卫的脚步，漫游世界各地解读新的古DNA证据，这部新的人类历史对我最大的震撼就是人群的迁徙和融合——根本就没有什么“纯”的人群！没有什么纯粹的白人、黑人，也没有纯粹的欧洲人、非洲人、美洲人或者是东亚人。每一个地区的人群在历史上都发生过更替或者与新迁入人群的融合。几乎所有相遇过的人群都发生过混血，人群与人群之间并没有生物学上的明确界限。不同年代的古DNA样本帮我们重建了这一部人与人、人群与人群，甚至是现代人与古老型人类之间相互联系的历史。这部历史不仅告诉了我们“我从哪里来”，也能够帮助我们理解“我是谁”以及“人何以为人”等根本问题。

古DNA研究带来的发现是颠覆性的，也是充满争议的。有许多发现将来也许会被推翻，有许多的问题还没有定论，有许多疑问亟待研究，也有许多的地区和年代还没有古DNA数据（中国地区迄今只发表了一个古DNA样本）。有许许多多有意思的发现等待着我们去发掘。我邀请年轻的朋友们一起来探索这些未知的奥秘。

最后，我要感谢简学编辑和胡正飞老师在翻译过程中的精诚合作，也特别感谢我的好友傅贺，是他启发并带领我进入了科普翻译领域。

外行看热闹

胡正飞

想必很多人还记得“基因编辑婴儿”的话题。由于其始作俑者是位争议极大的中国学者，而且还登上了2018年底的《自然》杂志的年度十大人物榜，媒体里很是沸沸扬扬了一阵。我也属于看热闹的老百姓之一，顺手翻了翻几年来的榜单，发现至少从2012年起，每年的十大人物中都至少有1人的工作直接与DNA有关，2018年更是达到了3人。由此可见，近年来在全球范围内令人瞩目的科学事件当中，DNA是一个重要的角色。

而本书的作者大卫·赖克，就是2015年这份榜单中的人物，只不过他的关键词在DNA前面加上了一个“古”字。对他的介绍是这样的：“伟大的思考者，让古DNA从小作坊式的研究变成了工业流程。”当大卫在本书中描述自己的科研模式时，他也说道：“建造一个工厂，然后利用它来回答关于人类历史的深层次问题。”如果一位有情怀的科学家，不仅自己有出众的科研能力和成果，还能创造一系列高效且便宜的科研手段，那么他所带来的一定不仅仅是一个工厂，而是以惊人的力量给人类的知识状况带来巨大的冲击。

那么，大卫到底带来了些什么呢？

首先是磅礴而出的数据洪流。如今，我们大多数老百姓都知道，DNA可以帮助确定人与人之间的亲缘关系，还能帮着理家谱。实际上，一个人的基因组内能纪录众多祖先的历史，通过数据分析的手段，仅基于现代人的基因组就可以窥探一个人群的过去。但是，这种历史知识的获取，本质上是从一个时间点去推断一个历史过程，很难解决大问题，例如，某一个文明到底是从哪里起源的？而古DNA的出现，可以让我们充分利用不同历史时段的遗传信息，例如某一个突变在不同的历史阶段出现的频率，从而让我们得以用动态的眼光来研究历史过程。大卫将古DNA比作17世纪发明的光学显微镜，显微镜让人类突然看到了细胞和微生物的世界，古DNA则将人类的历史，尤其是史前史，以前所未有的清晰度直接带到了人们面前。

其次是颠覆性的知识。各位读者，你能想象得到，迄今为止，古DNA及基因组革命的最大成就，不是帮着看病、治病，也不是鉴别亲子

关系，而是帮着我们了解人类大迁徙和混血融合的历史吗？你能接受这样一种发现，即当今世界上各式人群表现出来的差别，只是近期才形成的表象吗？你知道印欧语系的起源是靠古DNA才一锤定音的吗？你了解对当代人类而言，几乎没有什么“纯正血统”吗？……在本书中，这样不可思议的故事太多了，特别是与欧洲有关的故事，可谓跌宕起伏，这可能与欧洲古DNA的数据比较多有关吧。在这些故事中，咱们中国的科学家付巧妹（她的博士后导师是大卫）起到了很大作用。她本人也被《自然》评选为中国十大科学之星之一。当时，国内媒体对她的介绍词是，“她用古人类的遗骸DNA改写亚洲的史前史”，似乎有点惊悚的味道！相信古DNA能给中国人带来很多新知和热闹。

大卫借助惠特曼的诗歌来抒发自己对古DNA和基因组革命的感慨：“我自相矛盾吗？/那好吧，我是自相矛盾的，/（我辽阔广大，我包罗万象）。”太贴切了。这种辽阔广大、包罗万象，让我常常在想，人类悠久的历史原来都蕴藏在这小小的DNA字母里，当大卫们、付巧妹们沉浸在DNA的数据中一窥天机的时候，会不会有一种“洞中方一日，世上已千年”的恍惚的感觉？

能与叶凯雄合作翻译此书是我的大幸，他从专业的角度给了我巨大的帮助，而且还对全书所有的译稿做了逐字校对。凯雄，祝贺你有了自己的人类遗传学实验室！我会坚定地等着看你的“热闹”。同时感谢简学老师一如既往的支持和鼓励。

如果读者再看看刚才说到的2018年《自然》年度十大人物，就会发现，一位叫维维亚娜·斯隆（Viviane Slon）的遗传学家也在此列。她从古DNA里发现了尼安德特人和丹尼索瓦人的直接后代。大卫和读者们又会有什么想法呢？哈哈，又有热闹看了！

出版说明

《人类起源的故事》的作者是一位群体遗传学家，在本书中，他根据基因组中的遗传变异位点追溯古今各人群的源流历史，赋予“血统”以新的内涵，这种研究新思路对我们进一步探索人类的起源、迁徙和演化具有重要启示。

在这场方兴未艾的古DNA革命中，许多颠覆性的发现喷涌而出，改写了我们对人类历史的很多看法。但请读者在阅读本书时要注意分辨，其中一些结论还有待进一步完善。正如作者所说：“……在这个领域里，变化一日千里，当本书到达读者的手中时，它所描述的一些先进的东西或许已经落伍，甚至被推翻了。在我写作此书的3年中，又有许多新的发现爆发出来，所以我在这里所描述的大部分内容都是我开始写作后才显现的成果。因此，我希望读者能够将本书中的话题看作是全基因组研究所能发挥的爆发性威力的例子，而不是看作对科学的一个阶段性总结。”这也是我们出版此书的意义，倡导读者秉承着发展的眼光看世界，既要看到当下技术的最新发现，也要看到不断变化的未来，目前的一切不都是定论。

另外，本书涉及“人种”“种族”“血统”等话题，译者将“species”翻译为“人种”，将“race”翻译为“种族”，将“ancestry”翻译为“血统”。“人种”是从生物学分类的角度来讲的，也就是“人科人属”下面的“人种”。“种族”是传统上对人的各种分类，比如最常见的黄、白、黑、棕四大种族，其含义是不准确的。作者对长期以来的“种族”观点提出了新的批评，并抛出了一个令人震惊的新观点：今日的人类是过去的人群混血的结果，而过去的人类同样也是混血的结果，你中有我、我中有你。对于书中作者的观点，读者可以作为参考，辩证地来看。

未来，属于终身学习者

我这辈子遇到的聪明人（来自各行各业的聪明人）没有不每天阅读的——没有，一个都没有。巴菲特读书之多，我读书之多，可能会让你感到吃惊。孩子们都笑话我。他们觉得我是一本长了两条腿的书。

——查理·芒格

互联网改变了信息连接的方式；指数型技术在迅速颠覆着现有的商业世界；人工智能已经开始抢占人类的工作岗位……

未来，到底需要什么样的人才？

改变命运唯一的策略是你要变成终身学习者。未来世界将不再需要单一的技能型人才，而是需要具备完善的知识结构、极强逻辑思考力和高感知力的复合型人才。优秀的人往往通过阅读建立足够强大的抽象思维能力，获得异于众人的思考和整合能力。未来，将属于终身学习者！而阅读必定和终身学习形影不离。

很多人读书，追求的是干货，寻求的是立刻行之有效的解决方案。其实这是一种留在舒适区的阅读方法。在这个充满不确定性的年代，答案不会简单地出现在书里，因为生活根本就没有标准确切的答案，你也不能期望过去的经验能解决未来的问题。

湛庐阅读APP：与最聪明的人共同进化

有人常常把成本支出的焦点放在书价上，把读完一本书当作阅读的终结。其实不然。

时间是读者付出的最大阅读成本
怎么读是读者面临的最大阅读障碍
“读书破万卷”不仅仅在“万”，更重要的是在“破”！

现在，我们构建了全新的“湛庐阅读”APP。它将成为你“破万卷”的新居所。在这里：

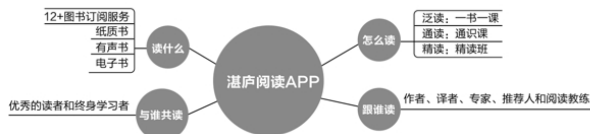
- 不用考虑读什么，你可以便捷找到纸书、有声书和各种声音产品；
- 你可以学会怎么读，你将发现集泛读、通读、精读于一体的阅读解决方案；
- 你会与作者、译者、专家、推荐人和阅读教练相遇，他们是优质思想的发源地；
- 你会与优秀的读者和终身学习者为伍，他们对阅读和学习有着持久的热情和源源不绝的内驱力。

从单一到复合，从知道到精通，从理解到创造，湛庐希望建立一个“与最聪明的人共同进化”的社区，成为人类先进思想交汇的聚集地，与你共同迎接未来。

与此同时，我们希望能够重新定义你的学习场景，让你随时随地收获有内容、有价值的思想，通过阅读实现终身学习。这是我们的使命和价值。

湛庐阅读APP玩转指南

湛庐阅读APP结构图：



三步玩转湛庐阅读APP：



使用APP扫一扫功能，
遇见书里书外更大的世界！



湛庐CHEERS

延伸阅读

《人体的故事》

◎ 继《枪炮、病菌与钢铁》和《人类简史》之后，又一本讲述人类进化史的有趣著作。

◎ 倾听600万年的人体进化简史，了解人体每个部分的进化源头，寻找现代疾病的进化良方。



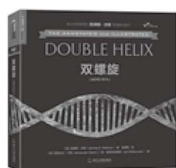


《双螺旋》（图文注释本）

◎ 一个讲述DNA结构发现过程的经典故事，新增大量从未公开过的珍贵照片、历史资料和注释。

◎ 在“20世纪100本最佳非虚构类著作”中排名第七，被美国国会图书馆评为“88本塑造美国的经典著作”。

◎ 北京大学教授饶毅、北京大学教授黄岩谊、北京大学教授谢灿、浙江大学教授王立铭特别推荐！

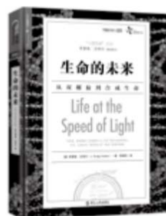




《生命的未来》

◎ 70年前，诺贝尔物理学奖得主薛定谔提出了著名的“薛定谔之问”——生命是什么。70年后，“人造生命之父”克雷格·文特尔通过合成“人造细胞”的方式给出了完美的解答。

◎ 中国科学院精准基因组医学重点实验室主任曾长青，著名科幻小说作家刘慈欣，果壳网创始人姬十三，中国科学院大学教授李大光，“社会生物学之父”爱德华·威尔逊，《人工智能的未来》作者雷·库兹韦尔，《从0到1》作者彼得·蒂尔联袂推荐。





《白板》

- ◎ 史蒂芬·平克"语言与人性"四部曲之四，继《语言本能》《思想本质》《心智探奇》后又一力作。
- ◎ 关于主流人性论的颠覆性反叛，破而后立，进而建立起新的意义和道德观念，重塑对人性的信心。
- ◎ 阐明人性的本源、内涵及局限，追溯人类诸多苦难的根源，拨开道德错觉的迷雾，直达现实的彼岸。





(1) 在本书中，"当代人"指生活在如今的人，"现代人"则是我们所属的物种"智人"的俗称。——编者注

(2) 从地理学上讲，欧亚大陆（Eurasia）是亚洲大陆和欧洲大陆的合称，也作亚欧大陆，是世界上最大的一块陆地。从人类学和遗传学上来讲，欧亚大陆的西部（West Eurasia或Werstern Eurasia）在地理上则相对松散，指的是西亚和欧洲地区，居住在这里的相对同质的人群就被称为欧亚西部人（West Eurasians或Western Eurasians）。后文中，在不引起歧义的前提下，类似的名词将简称为"欧亚西部""欧亚西部人"。——译者注

(3) 原文是hunter-gatherers，也可翻译为"狩猎 - 采集者"，在本书中统一采用"采猎者"这个说法。——译者注

(4) 梯度，单位时间或者单位距离内某种现象按照次序变化的程度。——译者注

(5) 安纳托利亚（Anatolia），又名小亚细亚或西亚美尼亚，地理范围大体上相当于土耳其的亚洲部分。——译者注

(6) 罗姆人（Roma），另一种说法是吉普赛人（Gypsies），但大多数罗姆人认为"吉普赛人"的说法有歧视意义。罗姆人和犹太人在历史上都遭受过大量的迫害，其民族起源也是众说纷纭。——译者注

(7) 尼安德特人、丹尼索瓦人，都是已经灭绝的古老型人类。本书下文还会讲到，之所以说他们是"古老的"，是因为其性状特征远超出了现代人的正常变化范围。——译者注

(8) 斯万特·帕博，瑞典演化遗传学家。自1997年起，他一直担任德国莱比锡马克斯·普朗克演化人类学研究所所长，首先发布了尼安德特人基因组序列。——译者注

(9) 田园洞，位于著名的周口店北京猿人遗址附近，因位于田园林场内而得名。——译者注

(10) 分子剪刀（molecular scissors），如果某种分子只对某一个特定的化学键有独特的作用，并能够按照人们的要求进行分子切割和组装，那么，这种分子就是一个精确的分子剪刀。在基因工程中，人们使用各种工具酶进行DNA和RNA的切割和连接。——译者注

(11) 此前人们根据形态学研究，认为田园洞人身上拥有一些晚期的古老型人类的特征。——译者注

(12) 指太平洋中部、大洋洲中部散布在赤道两侧的一系列岛屿。——译者注

(13) 他们4个人都对DNA双螺旋结构的发现做出了重大贡献。其中，沃森、克里克和威尔金斯于1962年获得了诺贝尔生理学或医学奖。——译者注

(14) 撒哈拉以南非洲，泛指撒哈拉大沙漠中部以南的非洲，其历史文化发展和沙漠以北的国家差别很大。——译者注

(15) 在本书中，“南非”或“南非地区”指非洲南部地区，当指代国家时会使用“南非共和国”以示区分。同样，“中非”指非洲中部地区。——编者注

(16) 举例来讲，比较两个人群，一个人群一直维持100个人的大小，另一个人群一直维持1万人的大小。我们随机挑两个人，然后问这两个人有共同父亲的概率是多少。假设男女比例一样，在第一个人群里，这个概率是1/50；在第二个人群里这个概率是1/5 000。所以人群越小，个体之间就容易有共同父母，或者说共同祖先，人群大了，这种概率就小了。——译者注

(17) 出自《草叶集》，原文是“Do I contradict myself? / Very well, then I contradict myself, / (I am large, I contain multitudes).”，译文出自著名翻译家赵萝蕤。——译者注

(18) 欧亚旧石器时代晚期和非洲石器时代晚期是在7万到5万年前，而桑人是在20万到10万前与非桑人分离的。如果所谓的关键性基因真的存在，那就应该是在7万到5万年前再稍微向前一点，但不会到桑人与非桑人分离之前。那么桑人就不应该有概念性语言，也不会有自己的文化创新。而现实情况是桑人是现代人的一种，他们也是具有上述能力的。——译者注

(19) 此“上限”指，人们只能检测到自然选择对某些“大效应”突变的影响，而对许多“小效应”突变共同影响一个性状的情况很难展开研究。——译者注

(20) 达尔文在《人类的由来》一书中并没有提及尼安德特人。在此书出版后，人们才开始讨论尼安德特人的化石是否跟“人是猴子变的”有什么关系。2009年，尼安德特人基因组草图的公布时间，就被特意选在了2月12日，以此纪念达尔文诞辰200周年。——译者注

(21) 1911年得到的许多结论后来被证明是错误的，例如认为尼安德特人垂头弯腰，无法完善地直立行走。——译者注

(22) 此处作者引用的文献中，统计学方法和数据精度不够，只能检测到大比例的混血，低于25%的混血无法检测出来。——译者注

(23) 如果从现在往前追溯，我们现在所有人的线粒体DNA，在几万年前的时候就只剩下少数几个共同祖先了。毕竟，所有现代人线粒体DNA的共同祖先出现在16万年以前。文中的说法是顺着过来说，只有一个或者几个16万年以前女性个体的线粒体DNA传承到了现在。——译者注

(24) 放射性碳定年法（radiocarbon dating），是利用自然存在的碳-14等同位素的放射性定年法，可测定早至5万年前有机物质的年代。这是考古学中常用的一个技术，相对准确。——

译者注

(25) 此个体被命名为欧斯一号（Oase 1）。——译者注

(26) 西方哲学大致可以分为欧洲大陆哲学和大西洋哲学。欧洲大陆哲学以德国为代表，指一些从欧洲大陆起源的哲学传统，与以英美为代表的重逻辑分析的哲学传统对应。——译者注

(27) Homo altaiensis中的altai指阿尔泰山脉。——译者注

(28) 虽然并没有发现丹尼索瓦人的头骨化石，但他们应该具备现代人的脑容量较大的特征。——译者注

(29) 有一个生物地理学上的概念叫“巽他古陆”，指的是在末次冰期，由于海平面下降而在东南亚地区露出水面并连成一体的陆地，如今相当一部分已位于海面以下，仍然露出水面的部分包括马来半岛、婆罗洲、爪哇岛、苏门答腊岛等。——译者注

(30) 与此相关的一种解释是，亮色的皮肤更有利于维生素D的吸收，因此在高纬度地区对人类更有利。——译者注

(31) 确认偏倚，是指由于数据采集方式而导致的、在统计某种现象的次数时出现的系统性误差。——译者注

(32) Sima de los Huesos是西班牙语，意为“骨头坑”。——译者注

(33) 达尔文的这段话，译文摘自苗德岁教授所译《物种起源》，南京：译林出版社，2013年。——译者注

(34) 在三群体检验中，如果C是被试人群，A、B是对照人群，只有在人群C的血统来自某个与人群A、B都有关的人群的时候，其计算得到的统计期望值才为负。——译者注

(35) 见图12，作者发现“要么北欧人拥有与美洲原住民有关的混合血统，要么美洲原住民拥有与欧洲人有关的混合血统”，而通过统计学分析，无法确定到底是美洲原住民还是北欧人源自与此相关的混血，所以此处说“我们无法排除另一种可能情况”，只是提出了一个观点：一个“幽灵人群”为美洲原住民和北欧人都提供了血统。而没等论文发表，古代欧亚北部人的古DNA就被发现了，反过来证实了“幽灵人群”的存在。所以上文中也说到，“这篇论文还未发表就已经过时了”。——译者注

(36) 考古学家称之为“维纳斯小雕像”（Venus figurine），如捷克下维斯特尼采的维纳斯。——译者注

(37) 奥瑞纳文化、格拉维特文化、马格德林文化，都是欧洲旧石器时代晚期的特定文化群。从考古学的角度来看，在本章描述的事件二中，奥瑞纳文化兴起；在事件三中，奥瑞纳文化被格拉维特文化取代；在事件四中，马格德林文化兴起，它的时间虽然晚于格拉维特文化，但并不是格拉维特文化的继承者，而更可能是源自事件二中的奥瑞纳文化。古DNA证实了这几个事件与人群的取代有关。但是，在事件三的时间范围之内，并没有发现与之前的奥瑞纳文化相关人群有关的化石，更没有直接的古DNA。所以本书事件四中说到“这个跟奥瑞纳文化相关的亚支系，也是一个‘幽灵群体’”。——译者注

(38) 主成分分析法是一种数学分析方法。为了全面、系统地分析问题，人们经常需要考虑众多因素，每个因素都在不同程度上对结果产生影响，而且这些因素之间往往存在一定的相关性。通过主成分分析法，可以把多个因素转化为少数几个综合性的因素。——译者注

(39) 农业和陶器的出现，促进了人类采用定居的生活方式。在欧洲，新石器时代晚期至青铜时代出现了陶器文化。——译者注

(40) 欧亚西部草原，原文为the European third of the steppe，也称western third of the Eurasian steppe，指当今乌克兰及俄罗斯南部的草原地带。欧亚草原可以分为西部、中部和东部，后两部分大都在亚洲。——译者注

(41) 下文中将要提到的安东尼，在2007年出版了《马、车轮和语言》（*the Horse, the Wheel and Language*）一书。他提出的设想是，欧亚草原就是人类驯化马的场所，也是发明轮式运载工具的地点，还是印欧语系向欧洲和亚洲传播的源头。——译者注

(42) 又称“贝尔陶器文化”。这种文化中的陶器的特征之一是罐口较宽，与现代烧杯（beaker）的形状有些类似。——译者注

(43) 此处指发源于两河流域的楔形文字。——译者注

(44) 这段话据说是语言学史上被引用率最高的段落，译文取自百度百科条目“威廉·琼斯”。——译者注

(45) 《梨俱吠陀》是吠陀经中最早出现的一卷，是除了赫梯语的文献外，在印欧语系语言中最古老的书籍。——译者注

(46) 降水按时间分配可分为年雨型、夏雨型、少雨型、冬雨型四种类型。夏雨型是夏季降水多的类型，包括热带、亚热带、温带季风气候和热带草原气候；冬雨型是冬季降水多的类型，只包括地中海气候。——译者注

(47) 本书下文中，在不引起歧义的情况下，印度北部祖先人群简称为ANI，印度南部祖先人群简称为ASI。在需要突出其地理位置时，简称“北部ANI”和“南部ASI”。——译者注

(48) varna、jati依梵语音译。瓦尔那，在梵语中就是“肤色、颜色”的意思。阇提，在梵语中是“出身”的意思，更常见的一种说法是“副种姓”。为通俗起见，在不引起歧义的情况下，本书下文中更多采用“种姓”“副种姓”的说法。——译者注

(49) 古吉拉特邦，以前曾被译作瞿折罗。圣雄甘地、从2014年起担任印度总理的莫迪，家乡都在这里。——译者注

(50) 阿什肯纳兹犹太人，又称德系犹太人，源于中世纪德国莱茵兰一带的犹太人后裔。在11世纪，阿什肯纳兹犹太人仅占全世界犹太人的3%，如今这个比例是80%。——译者注

(51) 两者都是基督教的某一派教徒，于18、19世纪迁徙到北美地区。哈特人，又称胡特尔人，是胡特尔教派信徒，如今大约几万人。阿米什人，门诺会信徒，如今大约20万人。他们几乎都是早期几百名奠基者的后代。——译者注

(52) 在正统犹太教里，未婚男女见面一定要经媒人介绍。——译者注

(53) Palop，在苏瑞部落的语言里，意思是“我们的父亲”。——译者注

(54) 克洛维斯风格的矛头一般都是石制的、有两个面，而且两面刻有凹槽。——译者注

(55) 由于纳瓦霍族人的语言外人很难听得懂，在二战期间他们被招募为美国军队的译电员，人称“风语者”。——译者注

(56) 印第安人的创世传说中普遍存在着女性神祇，如“老蜘蛛女”“变化女”等。——译者注

(57) 美国本土48州，指美国除了阿拉斯加、夏威夷之外的其他48个连在一起的州。——译者注

(58) 波利尼西亚人居住在大洋洲东部的波利尼西亚群岛，包括毛利人、夏威夷人、复活节岛人等10多个支系。——译者注

(59) 梅斯蒂索（el Mestizo）是马丁·科尔特斯的一个外号。——译者注

(60) 传说中他手里拥有诸多王国的人质。所以，这个称号实际上意思是“拥有九个人质的尼尔”。有人称他和成吉思汗一样，拥有大量的子孙。基因组学证明，这种说法或许不完全仅仅是一个传说。——译者注

(61) 阿隆·凯南，康奈尔大学计算生物学副教授。本书译者叶凯雄就曾师从于他。——译者注

(62)　这里的“其他位置”，主要是指常染色体。——译者注

(63)　冷泉港实验室，是一个非营利的私人科学研究与教育中心，位于美国纽约州长岛上的冷泉港，曾被誉为世界生命科学圣地、分子生物学的摇篮。——译者注

(64)　即常听到的所谓“自罗马建城以来”。——译者注

(65)　一个世代以25年计，40个世代就大概是1 000年。——译者注